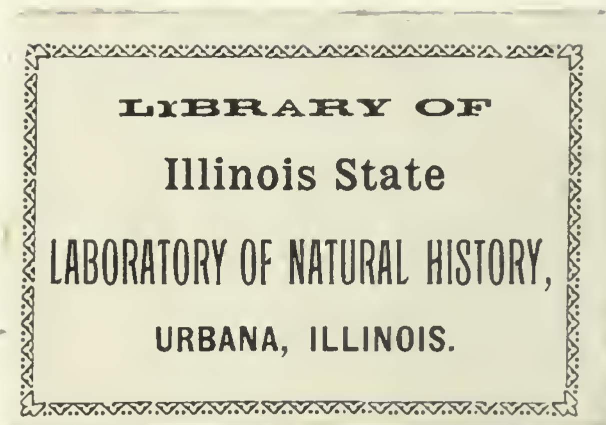

LIBRARY OF
Illinois State
LABORATORY OF NATURAL HISTORY,
URBANA, ILLINOIS.

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

TOME V

CONDITIONS DE LA PUBLICATION :

Les *Archives d'Anatomie microscopique* paraissent par fascicules d'environ 150 pages.

4 fascicules paraissant à des époques indéterminées forment un volume. — On s'abonne pour un volume.

PRIX DE L'ABONNEMENT :

Paris, Départements et Union postale : **50** fr.

Coulommiers. — Imp. Paul Brodard

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

FONDÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET L. RANVIER

PUBLIÉES PAR

L. RANVIER ET **L.-F. HENNEGUY**

PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE
AU COLLÈGE DE FRANCE

PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
AU COLLÈGE DE FRANCE

TOME V. — 1902-1903

**Avec XXVII planches hors texte en noir et en couleurs
et 114 figures dans le texte.**



PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (6e)

1903

TABLE DES MATIÈRES DU TOME V

N° du 20 avril 1902.

N° du 15 septembre 1902.

N° du 15 décembre 1902.

N° du 20 mai 1903.

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

OBSERVATIONS NOUVELLES
SUR LA STRUCTURE DES VEINES

Par **E. SUCHARD**

PLANCHE I.

I

STRUCTURE DU TRONC DE LA VEINE PORTE HÉPATIQUE DE QUELQUES ANIMAUX.

Les veines possèdent, ainsi que l'a établi M. **Ranvier**[1], deux tuniques : une tunique interne constituée par l'endothélium et une couche connective sous-épithéliale; une tunique externe, à la formation de laquelle prennent part des cellules connectives, des faisceaux connectifs, des fibres et des réseaux élastiques et, enfin, des fibres musculaires lisses dont le nombre et l'orientation varient dans les différents ordres de veines. La disposition affectée par les cellules musculaires dans la paroi des veines a été étudiée par **Eberth**[2] et lui a servi de base pour établir la classification de ces vaisseaux généralement adoptée aujourd'hui. La veine porte hépatique est comprise, à juste titre, par **Eberth** dans le deuxième groupe des veines possédant

1. L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, p. 444.
2. C.-J. EBERTH, Von den Blutgefässen, *Stricker's Handbuch*, etc., p. 198.

Avril 1902.

des cellules musculaires. Les vaisseaux qui font partie de ce groupe contiennent dans leur tunique externe deux couches de cellules musculaires : une couche interne transversale et une couche externe longitudinale.

Ce sont d'ailleurs les seules indications que l'on trouve sur ce sujet aussi bien dans l'article d'**Eberth** que dans les différents *Traités d'histologie*; et cependant le tronc de la veine porte, par sa structure, constitue un type dont certains caractères se retrouvent dans un grand nombre d'animaux. C'est un objet d'étude simple, dont la connaissance est presque indispensable dans l'étude du système veineux dont les différentes parties ont des caractères très variés.

Dans tous les animaux que nous avons étudiés la tunique interne du tronc de la veine porte est réduite à une seule couche de cellules endothéliales. Nous reviendrons plus tard sur ce caractère qui est commun à bien des vaisseaux, ainsi que sur les dispositions variées des cellules de ce revêtement.

La tunique externe, dont nous allons indiquer les caractères de structure, doit être étudiée séparément dans différents animaux.

Dans le Rat, le tronc de la veine porte, immédiatement au-dessous du hile du foie, est un tube vasculaire mince quoique d'un calibre assez considérable. Lorsque, après l'avoir détaché, on l'examine fendu suivant sa longueur, on voit que sa surface interne présente des stries transversales plus ou moins rapprochées les unes des autres; nous verrons plus tard la cause de cette disposition.

Les préparations de ce vaisseau fendu et étalé à plat, indispensables pour l'étude des cellules endothéliales, ne donnent que des résultats insuffisants sur la structure de sa tunique externe.

Pour se rendre compte de la situation et des rapports des éléments de cette tunique, des coupes longitudinales du vaisseau sont indispensables. Les plus démonstratives sont celles que l'on obtient, après l'avoir fixé par dessication, en appliquant, pour faire et colorer les coupes, les procédés imaginés pour cela par M. **Ranvier**[1]. On distingue facilement dans ces préparations

1. L. Ranvier, *Traité technique d'histologie*, p. 440.

les cellules musculaires, les fibres élastiques, etc. Le peu d'épaisseur de la paroi du vaisseau ne constitue pas une difficulté insurmontable dans la confection et le maniement des coupes.

Lorsqu'on examine une de ces coupes longitudinales de la veine porte du Rat, à un grossissement moyen, on est frappé de voir que la couche interne de la tunique externe du vaisseau est formée presque exclusivement de cellules musculaires transversales qui sont coupées, les unes au niveau de leur noyau, les autres en un point quelconque de l'étendue de leur protoplasma. Ces cellules affectent des dispositions variées. Tantôt elles se groupent en faisceaux plus ou moins épais, dont la présence explique l'aspect strié de la surface interne du vaisseau; tantôt elles forment une simple couche très peu étendue; en quelques points elles font complètement défaut.

Sur le bord festonné de ces coupes on distingue les noyaux et le protoplasma de quelques cellules endothéliales qui ne sont séparées des cellules musculaires que par les travées très minces d'un réseau élastique, travées qui, coupées perpendiculairement à leur direction, sont représentées dans les préparations par des grains et des bâtonnets. Ce réseau élastique occupe en réalité plusieurs plans et ses branches, toutes dirigées transversalement, pénètrent entre les cellules des faisceaux musculaires. Ces derniers reposent sur une couche très mince de tissu connectif qui les sépare de la couche de cellules musculaires longitudinales placée en dehors et formant la couche musculaire externe de la tunique externe.

De la disposition en faisceaux distincts des cellules musculaires transversales, il résulte que, en de certains points, entre ces faisceaux, la paroi de la veine ne contient que des cellules musculaires longitudinales. Celles-ci forment une couche épaisse et continue. En dehors d'elles, du tissu conjonctif diffus unit le vaisseau aux organes voisins et l'en sépare.

Le tronc de la veine porte du Lapin, tout en appartenant au type dont nous venons d'indiquer les caractères, se distingue néanmoins par plusieurs détails de structure. Dans cet animal, les cellules musculaires transversales de la tunique externe ne

sont pas groupées en faisceaux; elles forment une couche continue de cellules superposées entre lesquelles se trouve un réseau élastique dont les travées les plus superficielles sont sous-endothéliales. Les cellules musculaires longitudinales, séparées des précédentes par un tissu conjonctif assez abondant, forment une couche assez régulière presque toujours plus épaisse que celle des cellules circulaires. Tous ces faits sont faciles à observer dans des coupes longitudinales faites suivant les mêmes procédés que celles de la veine du Rat. C'est aussi en examinant des coupes longitudinales pratiquées après dessiccation et colorées comme nous l'avons indiqué plus haut, que l'on peut comparer aux vaisseaux décrits précédemment la veine porte du Chien et celle de l'Homme.

La veine porte du Chien est remarquable par l'épaisseur et la régularité de la couche des cellules musculaires longitudinales de sa tunique externe. Cette couche est séparée par un tissu connectif diffus assez abondant de la couche des cellules musculaires transversales qui sont elles-mêmes comprises dans un stroma conjonctif plus ou moins apparent suivant les régions. Les cellules musculaires les plus rapprochées du courant sanguin paraissent juxtaposées et ne sont séparées de l'endothélium que par un réseau élastique à travées très fines.

Dans la veine porte de l'Homme, le squelette conjonctif de la tunique externe, déjà très marqué dans le Chien, atteint un développement considérable. Il est constitué par des faisceaux volumineux avec leurs cellules, et de nombreuses fibres élastiques dont un certain nombre forment un réseau sous l'endothélium. Les cellules musculaires transversales sont, tantôt isolées, tantôt groupées entre des faisceaux connectifs coupés perpendiculairement à leur direction dans les coupes longitudinales. Les cellules musculaires longitudinales sont disposées en faisceaux, disséminés entre des faisceaux connectifs à direction longitudinale ou oblique.

On voit donc en résumé, que, d'une manière générale, le tronc de la veine porte hépatique du Rat, du Lapin, du Chien, de l'Homme, présente toujours dans sa structure les mêmes caractères essentiels, savoir : une tunique interne endothéliale,

une tunique externe munie de deux couches de cellules musculaires, la première transversale, la deuxième longitudinale. Le nombre et la disposition particulière de ces cellules, la quantité de tissu conjonctif du squelette de cette dernière tunique varient; ces différences tiennent probablement au rôle que joue le vaisseau dans les différents animaux. La quantité de tissu conjonctif paraît devoir en assurer la solidité, dans l'Homme par exemple. La limite interne de cette tunique externe est toujours la même : c'est le réseau élastique sous-endothélial.

Lorsque l'on examine des coupes longitudinales du tronc de la veine porte du Poulet ou du Pigeon, faites et colorées comme les précédentes, on est frappé de voir que leur aspect est tout différent. Au premier abord on croit s'être trompé en orientant le fragment de vaisseau, et se trouver en présence d'une coupe oblique, car, en aucun point de la tunique externe, les cellules musculaires ne paraissent coupées suivant un plan déterminé. Un examen plus attentif permet de reconnaître que ces cellules musculaires nombreuses, séparées souvent les unes des autres par des faisceaux connectifs et des fibres élastiques, affectent une direction oblique par rapport à l'axe du vaisseau. La tunique externe de la veine porte du Poulet contient un grand nombre de ces cellules obliques disposées sur plusieurs plans. Les plus internes de ces cellules sont en contact avec l'endothélium vasculaire ou n'en sont séparées que par des fibres élastiques ou par des faisceaux connectifs très minces.

La veine porte du Poulet étant peu épaisse, il est très facile d'examiner à plat sa paroi imprégnée d'argent par injection du vaisseau et de contrôler ainsi par une deuxième expérience cette première observation. Dans cette intention, la solution de sel d argent est poussée par une des grosses branches d'origine de la veine dont le tronc bien isolé, après fixation par l'alcool, est ensuite fendu suivant sa longueur et monté en préparations persistantes suivant les procédés classiques, la face interne du vaisseau étant tournée du côté de l'observateur. Un examen même rapide de ces préparations montre que, sous l'endothélium dont il sera parlé plus loin, les cellules musculaires obliquement dirigées par rapport à l'axe du vaisseau se croisent dans tous

les sens. Les lignes noires d'imprégnation d'argent qui limitent ces cellules se coupent en formant des angles généralement aigus.

En étudiant successivement les différents plans de la préparation, on voit qu'il y a plusieurs plans de cellules superposées; mais on remarque aussi que, malgré cela, le nombre des cellules musculaires est loin d'être aussi considérable dans la veine porte du Poulet et du Pigeon que dans celle des animaux indiqués précédemment. La paroi de ce vaisseau est d'ailleurs plus mince dans ces Oiseaux que dans tous les autres animaux que nous avons étudiés. Ce fait se constate à l'œil nu à l'examen des vaisseaux frais, et non pas dans des coupes conservées dans la glycérine acide qui gonfle le tissu conjonctif.

Malgré les différences de structure si marquées de la veine porte dans les Mammifères et les Oiseaux que nous venons d'examiner, il n'en est pas moins vrai que, quels que soient les animaux considérés, il s'agit toujours d'un tronc vasculaire ayant la même fonction, c'est-à-dire destiné à ramener au foie le sang qu'il reçoit. Dans les Mammifères, la fonction s'exécute grâce à la présence de deux couches de cellules musculaires qui, par leurs contractions, font diminuer, l'une le calibre, l'autre la longueur du vaisseau.

Dans les Oiseaux [Poulet et Pigeon] le vaisseau exécute la même fonction, mais à l'aide de cellules obliques par rapport à son axe. Au point de vue mécanique chaque cellule oblique [résultante] agit comme deux cellules [composantes], l'une longitudinale, l'autre transversale; une seule cellule en remplace deux autres.

L'observation de ces faits qui sont du domaine de l'Anatomie comparée nous montre — et c'est là une donnée importante d'Anatomie générale — que si la forme est toujours en rapport avec la fonction, l'adaptation de la forme à la fonction peut être réalisée dans un même vaisseau par des moyens différents.

II

Dispositions communes au tronc de la veine porte hépatique, a quelques veines de la circulation générale et aux troncs lymphatiques.

Les considérations précédentes ne s'appliquent qu'à la veine porte; mais, si l'on envisage le système veineux général, on voit que dans les mêmes conditions, les choses s'y passent de la même manière.

On observe chez l'Homme, dans les veines superficielles de la face dorsale de la main, de même que dans les saphènes aux malléoles, des points où la paroi de ces vaisseaux s'amincit : ce sont les points qui correspondent aux valvules. A ce niveau, les veines se dilatent en formant un sinus et présentent un renflement. La paroi de la veine semble diminuée de l'épaisseur de la valvule qui, rabattue, remplit exactement la perte de substance. Les choses se passent comme si cette valvule avait été taillée aux dépens du vaisseau. Cette disposition paraît être en rapport avec les conditions physiologiques de la circulation et assurer la régularité de la surface interne du vaisseau. On conçoit très bien que, comme le fait observer M. Ranvier[1] dans sa description générale des veines, la valvule, au moment où elle est rabattue, protège la veine amincie contre le cours du sang; mais, lorsque la valvule est séparée de la veine par le sang qui la distend, les conditions sont modifiées et le vaisseau, malgré sa minceur, doit lutter contre l'action de la pesanteur. Les cellules musculaires, agents actifs de cette résistance, devraient être aussi nombreuses que dans le reste de l'étendue du vaisseau et augmenter au détriment des pièces conjonctives de la charpente. Or, il n'en est rien. L'examen des coupes longitudinales des veines partant de l'arcade dorsale de la main ou des saphènes aux malléoles prouve, au contraire, que les cellules musculaires de ces veines au niveau des sinus

1. L. Ranvier, *loc. cit.*, p. 443.

sont relativement peu nombreuses et souvent disséminées dans le squelette connectif, tandis que dans le reste de l'étendue du vaisseau, on observe une couche de cellules longitudinales, interne, une de cellules transversales, externe. Mais, dans ces mêmes préparations, on voit aussi que les cellules, moins nombreuses au niveau du sinus, ont une direction oblique par rapport à l'axe du vaisseau. Les choses se passent de même que dans la veine porte du Poulet : une cellule musculaire oblique remplace deux cellules l'une longitudinale, l'autre transversale, et l'on conçoit dès lors que, dans ces conditions, le vaisseau, quoique renfermant un nombre moins considérable de cellules musculaires, puisse néanmoins lutter à l'aide d'agents aussi puissants, quoique moins nombreux, contre l'action de la pesanteur. Il faut ajouter que, la quantité de tissu conjonctif compris entre les cellules musculaires augmentant les qualités de résistance du vaisseau, la paroi de la veine possède partout les mêmes propriétés.

On voit donc que dans le système veineux général, comme dans le système porte, le même but est atteint par des moyens différents.

En étendant ces généralisations, on arrive tout naturellement à comparer le système veineux au système lymphatique. M. **Ranvier**[1] a comparé dans le Chien le canal thoracique à la veine jugulaire et, dans ses leçons de 1893, il indiquait d'une manière générale les caractères anatomiques des gros troncs lymphatiques, en disant : Le canal thoracique a une structure veineuse.

Connaissant aujourd'hui la structure des veines superficielles du dos du pied et de la main de l'Homme au niveau de leurs valvules, nous pouvons aller plus loin. L'analogie de la structure de ces veines au niveau de leurs valvules et de celle des renflements supra-valvulaires décrits par M. **Ranvier** sur le trajet des gros troncs lymphatiques est frappante, si l'on considère la disposition des cellules musculaires qui est la même dans les deux ordres de vaisseaux. Dans l'un et l'autre les cel-

1. L. Ranvier, *loc. cit.*, p. 490.

lules musculaires sont obliques et se croisent sous des angles variés.

On peut donc dire que si le canal thoracique a une structure veineuse, les veines, au niveau de leurs sinus valvulaires, ont la structure des renflements supra-valvulaires des gros troncs lymphatiques. Ces organes, jouant le même rôle d'agents actifs de la *vis a tergo* dans la lutte contre l'action de la pesanteur, ont la même structure malgré qu'ils appartiennent à des systèmes vasculaires différents. L'adaptation de la forme à la fonction peut donc être réalisée par les mêmes moyens dans le système veineux et dans le système lymphatique.

III

De la disposition et de la forme des cellules endothéliales du tronc de la veine porte hépatique. Loi d'orientation des cellules endothéliales des vaisseaux sanguins.

L'examen des coupes de la veine porte des différents animaux indiqués plus haut montre que les cellules endothéliales du vaisseau reposent sur le réseau élastique qui limite sa tunique externe et que, par conséquent, cette couche de cellules endothéliales forme à elle seule la tunique interne. Le fait n'a rien de surprenant, car cette disposition n'est pas spéciale à la veine porte, ni même aux veines qui s'en rapprochent par leur structure, comme les mésaraïques de l'Homme, par exemple. La tunique interne connective des veines superficielles du dos de la main et du pied de l'Homme peut être considérée comme faisant partie de la tunique externe, parce que'elle renferme des cellules musculaires longitudinales, comprises entre deux réseaux élastiques.

Ce fait est facile à observer dans les coupes transversales de ces vaisseaux; il peut échapper dans les coupes longitudinales parce que ces cellules sont souvent disséminées au lieu d'être disposées en couche continue. Dans l'aorte des Rongeurs, des Oiseaux, pour ne citer que ces exemples, les cellules endothéliales reposant directement sur la plus interne des lames élastiques de la tunique moyenne, constituent à elles seules la

tunique interne de ces vaisseaux. Il s'agit donc là d'un caractère anatomique qui se rencontre aussi bien dans le système veineux que dans le système artériel.

Mais, pour en revenir aux veines, on peut dire que d'une

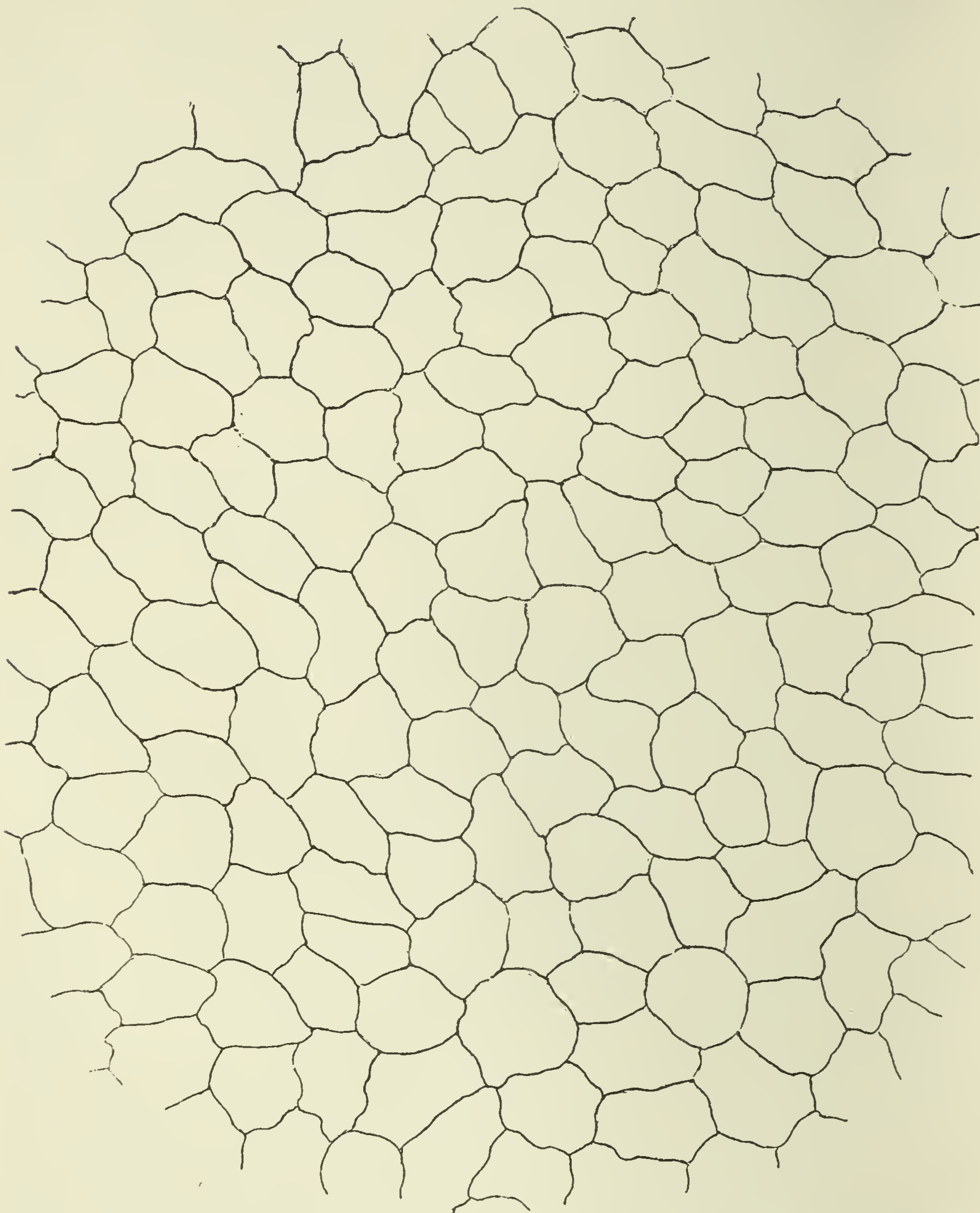


Fig. 1. — Cellules endothéliales du tronc de la veine porte du Poulet. Imprégnation d'argent.

manière générale leur paroi comprend : une tunique interne endothéliale et une tunique externe élastique et connective renfermant des cellules musculaires dont le nombre et la direction varient suivant les fonctions des différents vaisseaux.

L'étude de la disposition des cellules endothéliales du tronc

de la veine porte hépatique de quelques animaux est intéressante à cause des conclusions qui en découlent touchant la disposition générale des cellules endothéliales des vaisseaux.

Dans le Poulet et le Pigeon, les cellules qui forment la tunique interne du tronc de la veine porte hépatique se pré-

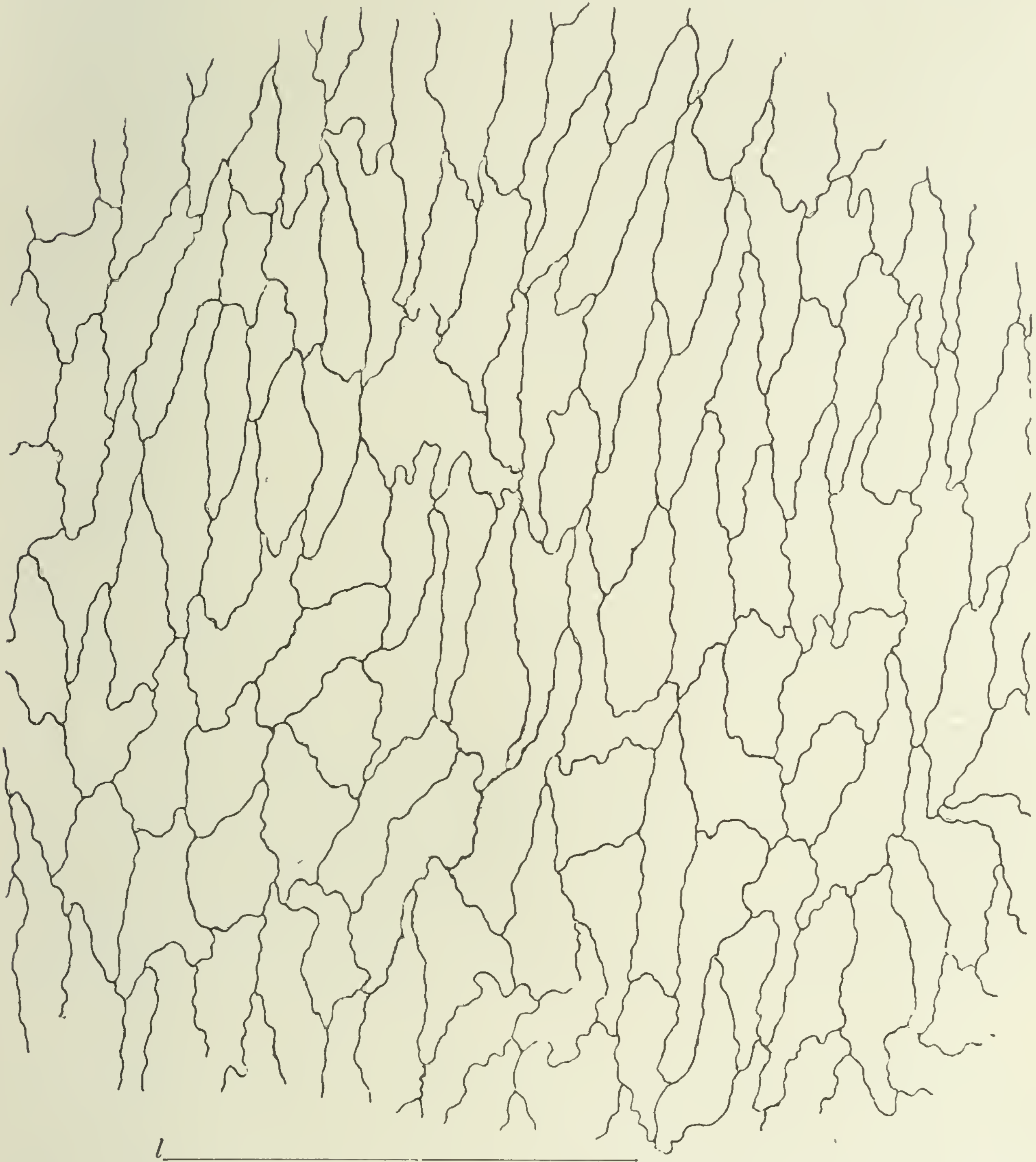


Fig. 2. — Cellules endothéliales du tronc de la veine porte du Rat. Imprégnation d'argent. L'axe du vaisseau est indiqué par la direction de la ligne *l*.

sentent, dans des préparations obtenues par imprégnation d'argent, sous un aspect tout à fait inattendu : les lignes qui séparent les plaques endothéliales de ce revêtement forment des pentagones ou des hexagones souvent assez réguliers; quelques-unes de ces figures s'arrondissent comme si l'on en avait émoussé les angles. Assurément un anatomiste non pré-

venu, auquel on montrerait cette disposition, ne saurait se croire en présence de cellules tapissant un vaisseau.

Cette observation déjà très curieuse ne devient réellement utile que si on la poursuit en examinant le même revêtement dans d'autres animaux.

Dans la veine porte du Rat, les cellules endothéliales ont une forme beaucoup plus irrégulière : les côtés des polygones sont remplacés par des bords sinueux, mais non denticulés; les cellules sont allongées non pas suivant l'axe du vaisseau, mais bien perpendiculairement à cet axe.

Dans le Lapin et dans le Cochon d'Inde, les cellules endothéliales du tronc de la veine porte sont tantôt orientées comme celles du Rat, c'est-à-dire allongées transversalement, tantôt polygonales comme dans les Oiseaux.

La cause de ces différences de forme doit vraisemblablement être attribuée à la structure des vaisseaux qui varie suivant les animaux. Il est permis de supposer que les cellules endothéliales tapissant la surface des veines subissent des modifications de forme en rapport avec celles de la membrane qu'elles recouvrent[1].

Le tronc de la veine porte du Poulet et du Pigeon, étant donnée la disposition de ses cellules musculaires lisses, se contracte forcément d'une façon régulière, à la manière d'un réservoir à parois contractiles, et l'on conçoit dès lors que des cellules endothéliales recouvrant une membrane également

1. **W. Schwartz** (Grössen und Formeränderungen einiger Endothelien durch Dehnung. *Anat. Anzeiger*, t. VIII, p. 75) a observé l'augmentation du diamètre transversal des cellules endothéliales de la jugulaire du Lapin pendant la distension expérimentale de la veine.

G. Muscatello (La signification physiologique de la forme des endothéliums. *Anat. Anzeiger*, t. X, p. 173), après avoir étudié la forme des cellules endothéliales de la jugulaire, de la surface externe de la vessie, et de plusieurs autres viscères du Lapin, du Cobaye, du Chien, arrive aux conclusions suivantes : « Les différences dans la forme des éléments sont en rapport avec le degré de rétraction ou de distension des organes eux-mêmes. »

Aucun de ces auteurs ne fait mention de l'orientation de ces cellules et des différences que présente leur disposition suivant les vaisseaux que l'on considère.

Nous n'avons pas non plus à parler ici de la disposition des cellules endothéliales qui tapissent les valvules des veines, disposition qui a été décrite pour la première fois par M. **Ranvier** à la page 442 de son Traité technique d'histologie.

tendue dans tous les sens présentent une forme parfaitement régulière.

Dans la veine porte du Rat, les cellules musculaires transversales sont disposées en faisceaux quelquefois assez écartés les uns des autres, tandis que les cellules musculaires longitudinales, beaucoup plus nombreuses que les précédentes, forment une couche dense et continue. Or, c'est précisément entre ces faisceaux musculaires transversaux que les cellules endothéliales présentent leur maximum de longueur; c'est là qu'elles affectent le plus nettement la forme transversale. A ce niveau elles arrivent presque au contact des cellules musculaires longitudinales. Il est donc permis de supposer que, dans ce vaisseau, le revêtement endothélial se trouvant comprimé, plissé au moment de la contraction des fibres longitudinales, les plaques endothéliales de ses cellules s'allongent transversalement et que, plus tard, elles conservent la forme que leur imprime une fonction souvent répétée. Dans le Lapin et le Cochon d'Inde, les cellules endothéliales de la veine porte sont polygonales dans tous les points où la couche des cellules musculaires transversales de la tunique externe a la même épaisseur que la couche des cellules longitudinales; elles sont nettement transversales quand les cellules musculaires longitudinales sont en quantité dominante.

Dans certaines veines de la circulation générale, la jugulaire du Mouton par exemple, on observe le même fait. La tunique externe de cette veine ne contient que des cellules musculaires dans le sinus qui forme le vaisseau au niveau de la valvule moyenne. En ces points, les cellules endothéliales formant la tunique interne de la veine sont allongées transversalement.

Il semble donc, et c'est là une donnée appartenant à l'Anatomie générale, que les cellules endothéliales des veines s'allongent perpendiculairement à la direction des cellules musculaires qui sont en quantité dominante dans la tunique externe de ces vaisseaux.

Ces observations nouvelles concordent parfaitement avec celles des auteurs classiques.

Dans le *Traité technique d'histologie* de M. Ranvier se trouve

représenté, à la page 439, l'endothélium de la jugulaire du Lapin; les cellules de ce revêtement sont sensiblement allongées suivant l'axe du vaisseau; mais elles obéissent néanmoins à la loi d'orientation formulée plus haut parce que, ainsi disposées, elles sont perpendiculaires à la direction des cellules musculaires qui sont transversales ainsi que le montre le dessin. On voit d'ailleurs dans cette figure que, en un point où les cellules musculaires se croisent, se trouve une cellule endothéliale plus large que ses voisines. Les choses se passent là comme dans la veine porte du Poulet et du Pigeon. Cette disposition n'attire pas l'attention, parce qu'elle est isolée et peu marquée, mais elle existe cependant. Tous les anatomistes savent d'ailleurs que l'on ne remarque aisément que des caractères morphologiques exagérés par la nature ou par l'expérience.

Nous pouvons même aller plus loin et appuyer non pas par des hypothèses mais par des expériences les observations que nous venons de signaler. Il nous suffira pour cela d'envisager à ce point de vue le système artériel.

Dans les artérioles, les cellules endothéliales sont très allongées suivant l'axe du vaisseau, et par conséquent leur grand axe est, comme dans les veines, perpendiculaire à la direction des cellules musculaires qui sont transversales. Cette disposition bien connue ne peut être due qu'à la même cause que dans les vaisseaux précédents, parce que dans les points où les artérioles sont contractées, au niveau des nœuds de contractions, les cellules endothéliales s'effilent par diminution de leur diamètre transversal. Ces faits sont bien prouvés par les expériences faites par M. Ranvier, dans ses leçons de 1892, sur les artérioles de la membrane périœsophagienne de la Grenouille.

L'action des cellules musculaires n'est pas discutable dans ce cas, et comme il n'y a pas de raison pour que les cellules musculaires aient sur les cellules endothéliales une action différente dans les artères et dans les veines, cette expérience tend à confirmer la loi générale exprimée plus haut.

Dans l'expérience de M. Ranvier, les vaisseaux sont injectés de nitrate d'argent et de gélatine; on voit dans ces préparations que les lignes d'imprégnation d'argent intercellulaires sont plus

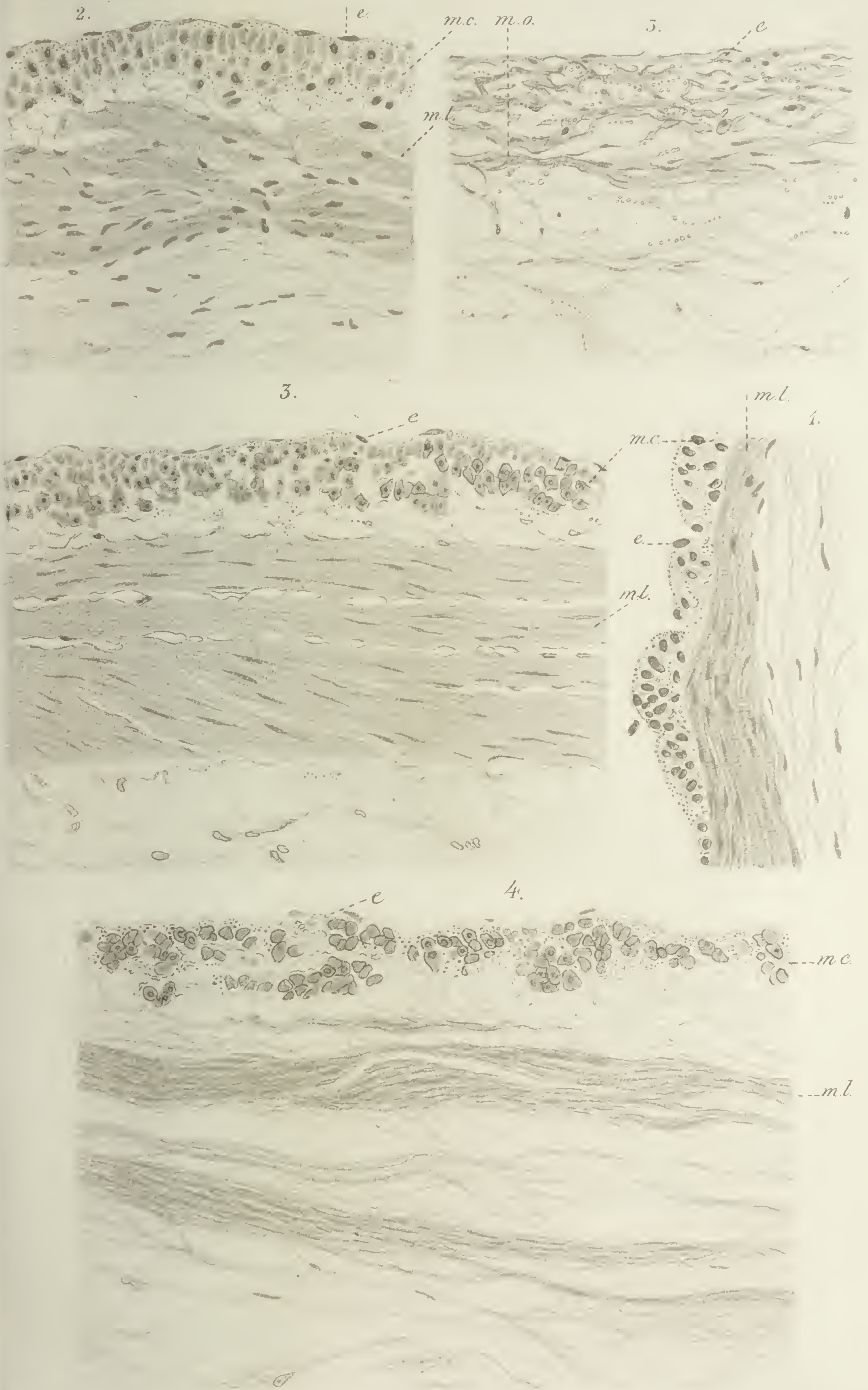
ou moins rapprochées suivant le degré de contraction de l'artériole. Pour se rendre compte de la forme du protoplasma et des noyaux pendant la contraction des artères il faut les examiner dans des préparations obtenues par coupes. Cette observation peut être faite dans bien des organes et dans bien des tissus étudiés d'ailleurs dans un autre but. Elle est très facile à réaliser sur une des aortes de la Grenouille prise après sa séparation de la carotide et du tronc pulmo-cutané. En examinant des coupes transversales de ce vaisseau faites et colorées comme il a été dit plus haut pour la veine porte, on constate tout d'abord que le vaisseau est fixé à l'état de contraction parce que la plus interne de ses lames élastiques est épaisse et sinueuse dans la préparation au lieu qu'elle serait mince et rectiligne si le vaisseau avait été fixé à l'état de dilatation. Les choses ne peuvent d'ailleurs pas se passer autrement parce que le tronçon d'aorte ayant servi à la confection des coupes a été fixé non ouvert et sur une lame de liège, à l'aide de deux épingles piquées à chacune de ses extrémités. On voit dans ces préparations que les cellules endothéliales coupées ou non au niveau de leurs noyaux font saillie du côté de la lumière du vaisseau. Il semble que leur diamètre transversal ayant diminué, leur épaisseur ait augmenté. Cette expérience entraîne aux mêmes conclusions que la précédente. Elle montre l'influence de la contraction des cellules musculaires des artères sur la forme des cellules endothéliales[1].

Il semble donc que, étant donnés les faits actuellement connus, on puisse dire jusqu'à preuve du contraire, que, non seulement dans le système veineux, mais encore dans le système artériel, les cellules endothéliales s'allongent perpendiculairement à la direction des cellules musculaires qui sont en quantité prépondérante dans la paroi des vaisseaux. Ce serait là la loi d'orientation de ces éléments.

1. Cette observation est en rapport avec celles de **Renaut** qui a montré que, dans les artérioles contractées et vides de sang, les cellules endothéliales s'épaississent de manière à paraître presque cylindriques dans des coupes faites après fixation des tissus par l'acide osmique. (J. Renaut, Note sur la forme de l'endothélium des artérioles, des veinules et des capillaires sanguins. *Arch. de Physiol.*, 1881, p. 191.)

Explication des figures de la planche I.

Coupes longitudinales du tronc de la veine porte : 1, du Rat; — 2, du Lapin; — 3, du Chien; — 4, de l'Homme; — 5, du Poulet, faites après dessiccation. Coloration au picrocarminate et conservation dans la glycérine additionnée d'acide picrique et d'acide formique. *e*, cellules endothéliales; *mc*, cellules musculaires transversales; *ml*, cellules musculaires longitudinales: *mo*, cellules musculaires obliques.



Karmanski. del. Imp. L. Lafontaine, Paris. Cassas lith.

Masson et Cie éditeurs

UNE NOUVELLE MONTURE DE MICROSCOPE

MUNIE D'UNE PLATINE MOBILE REPÉRABLE A MOUVEMENTS TRÈS ÉTENDUS [1]

PAR MM.

Cl. REGAUD et **A. NACHET**

Le microscope représenté par la figure d'ensemble ci-jointe (fig. 1) offre deux particularités principales : 1° une *platine mobile*; 2° une *poignée* de préhension et d'inclinaison.

1° *Platine mobile.* — Notre platine mobile représente un perfectionnement important des appareils de ce genre actuellement en usage.

Elle se compose (fig. 2) de deux plateaux en laiton, rectangulaires, superposés. Le *plateau inférieur* est *fixe*; il est percé d'une ouverture circulaire pour le passage du condensateur. Le *plateau supérieur* (H) est *mobile*, et glisse sur le précédent dans le sens antéro-postérieur et dans le sens transversal; il est percé d'une ouverture rectangulaire destinée à loger la préparation. Dans cette ouverture rectangulaire, on peut placer des porte-objets ayant les dimensions suivantes : en longueur (dans le sens transversal) de 70 à 85 millimètres, en largeur (dans le sens antéro-postérieur) 50 millimètres au maximum. Le porte-objet est calé dans l'un des angles gauches de l'ouverture rectangulaire, avec le plus de commodité dans l'angle proximal (par rapport à l'observateur). La pièce G, qui coulisse transversalement dans la partie droite du cadre rectangulaire

1. Ce microscope a fait l'objet d'une démonstration à la troisième session de l'*Association des Anatomistes*, tenue à Lyon (1-3 avril 1901). Voir : *Comptes rendus de l'Association*, p. 262.

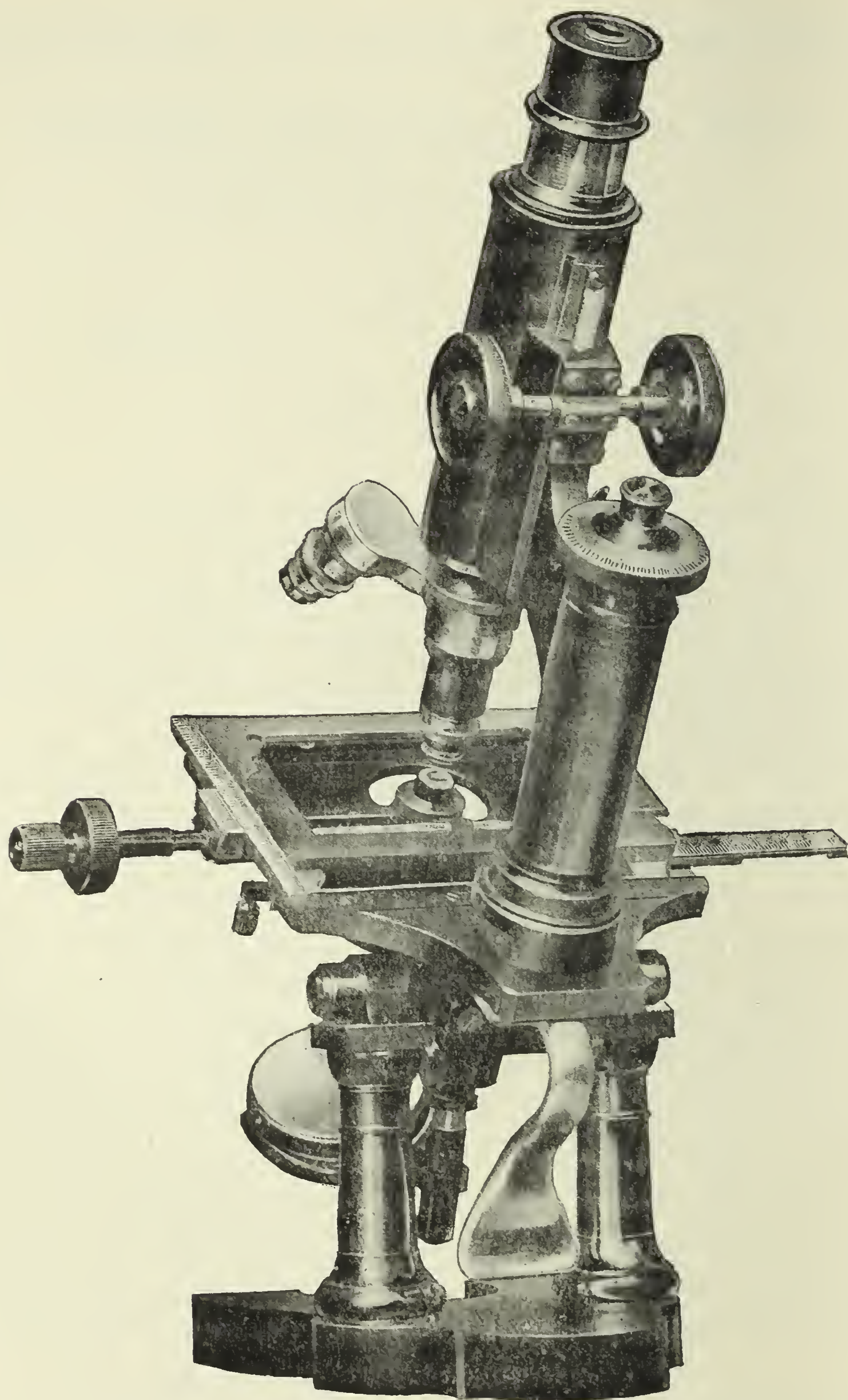


Fig. 1.

(plateau supérieur), sert à adapter la longueur de l'ouverture à la longueur du porte-objet. Le porte-objet repose, à ses deux extrémités, sur deux rebords minces qui dépendent, celui de gauche, de la partie gauche du cadre rectangulaire, celui de droite, de la pièce coulissante G; il repose en outre sur les supports minces S, S... Ainsi calé, le porte-objet est solidement fixé dans une position invariable, à la condition qu'il soit lui-même bien rectangulaire. Il est donc préférable de se servir de porte-objets rodés.

Une échancrure O permet d'enlever aisément le porte-objet, en le soulevant sur l'ongle de l'index gauche.

On comprend qu'on peut utiliser des porte-objets de format

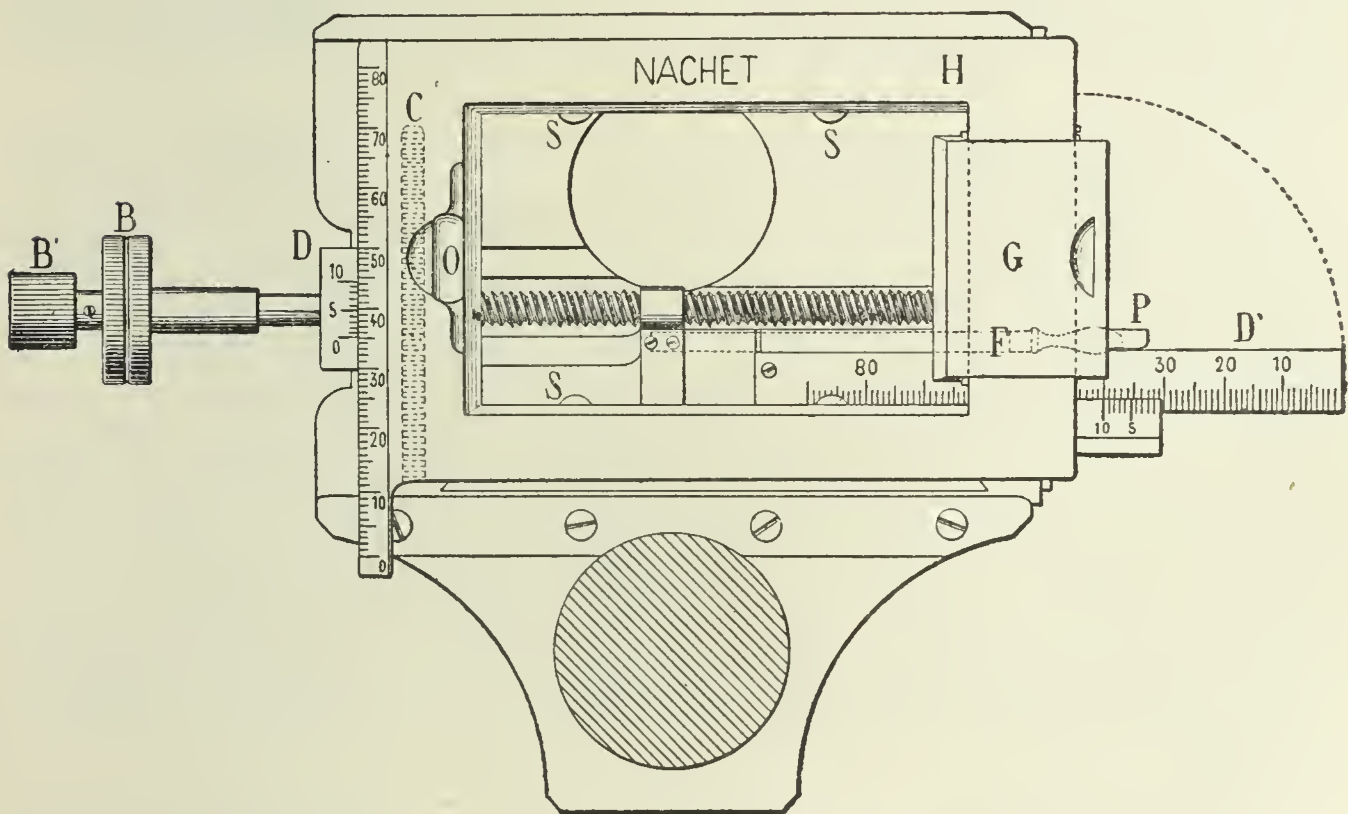


Fig. 2.

très varié, jusqu'au format maximum de 50 × 85 millimètres, et qu'il est facile de replacer toujours dans la même position un porte-objet donné, à condition qu'on lui ait fait une marque conventionnelle quelconque.

Ainsi fixé dans la même position, le porte-objet fait corps avec le plateau supérieur, et il se déplace avec lui dans tous les sens. Un point quelconque de la surface du porte-objet peut donc être amené dans la ligne de vision ; et cela, lors même que le condensateur a été amené à la position qui donne le maximum

d'éclairage, car il ne gêne en rien les mouvements de la platine. Les mouvements dans le sens antéro-postérieur, commandés par le bouton moletté B, sont transmis au plateau supérieur par un pignon et la crémaillère C. Les mouvements dans le sens transversal peuvent s'exécuter de deux façons, lentement ou rapidement. Le mouvement lent, commandé par le bouton B′, est transmis au plateau supérieur par une vis visible sur le dessin (fig. 2). Le mouvement rapide a lieu simplement par glissement, la vis étant désembrayée par l'action du levier F (placé à portée de la main droite).

La commande des deux mouvements de la platine a été mise à portée de la main gauche, de sorte que, pendant l'exploration d'une préparation à un fort grossissement, la main droite n'est pas distraite du maniement de la vis micrométrique de mise au point.

Les positions diverses que peut prendre le plateau mobile sont repérables sur deux réglettes millimétriques munies de verniers au 1/10e. La réglette antéro-postérieure fait corps avec le plateau mobile, et son vernier, avec le plateau fixe. La réglette transversale, au contraire, fait corps avec le plateau fixe, et son vernier, avec le plateau mobile. Cette dernière réglette est articulée et, lorsque le microscope n'est pas en usage, elle peut se replier (suivant la courbe pointillée de la figure 2) le long du bord droit du plateau fixe. Un butoir P la met en place automatiquement lorsqu'on déplace vers la droite le plateau mobile.

La platine, dont nous venons de donner la description, permet de parcourir d'un mouvement rapide ou lent, toute l'étendue d'un porte-objet ayant au maximum 85×50 millimètres, et de repérer avec une grande précision un point quelconque de cette surface. Le mouvement transversal rapide est très commode pour amener sous l'objectif, à un faible grossissement, une coupe choisie parmi une série fixée sur le porte-objet.

Les rapports permanents et constants du plateau mobile avec le plateau fixe permettent de ramener avec précision et rapidité dans la ligne de vision les points repérés. A cet égard, la plupart des platines amovibles actuellement en usage, qu'il faut

mettre en place et repérer elles-mêmes, avant de leur appliquer la préparation, ne sont ni commodes, ni très précises.

Cette platine mobile est appelée à rendre de grands services pour les recherches embryologiques faites par la méthode des coupes en séries.

2° *Poignée.* — La poignée, fixée en arrière, sous la colonne, a un double usage. D'abord elle permet de saisir commodément le microscope pour le transporter. Ensuite et surtout elle sert de levier pour incliner doucement et commodément le corps supérieur de l'instrument sans toucher à la colonne, par conséquent sans fatiguer le mouvement lent et sans modifier en quoi que ce soit la mise au point. Cela est particulièrement important quand on examine une préparation avec un objectif à court foyer.

SUR QUELQUES POINTS RELATIFS A L'ÉVOLUTION DE LA VÉSICULE GERMINATIVE DES TÉLÉOSTÉENS

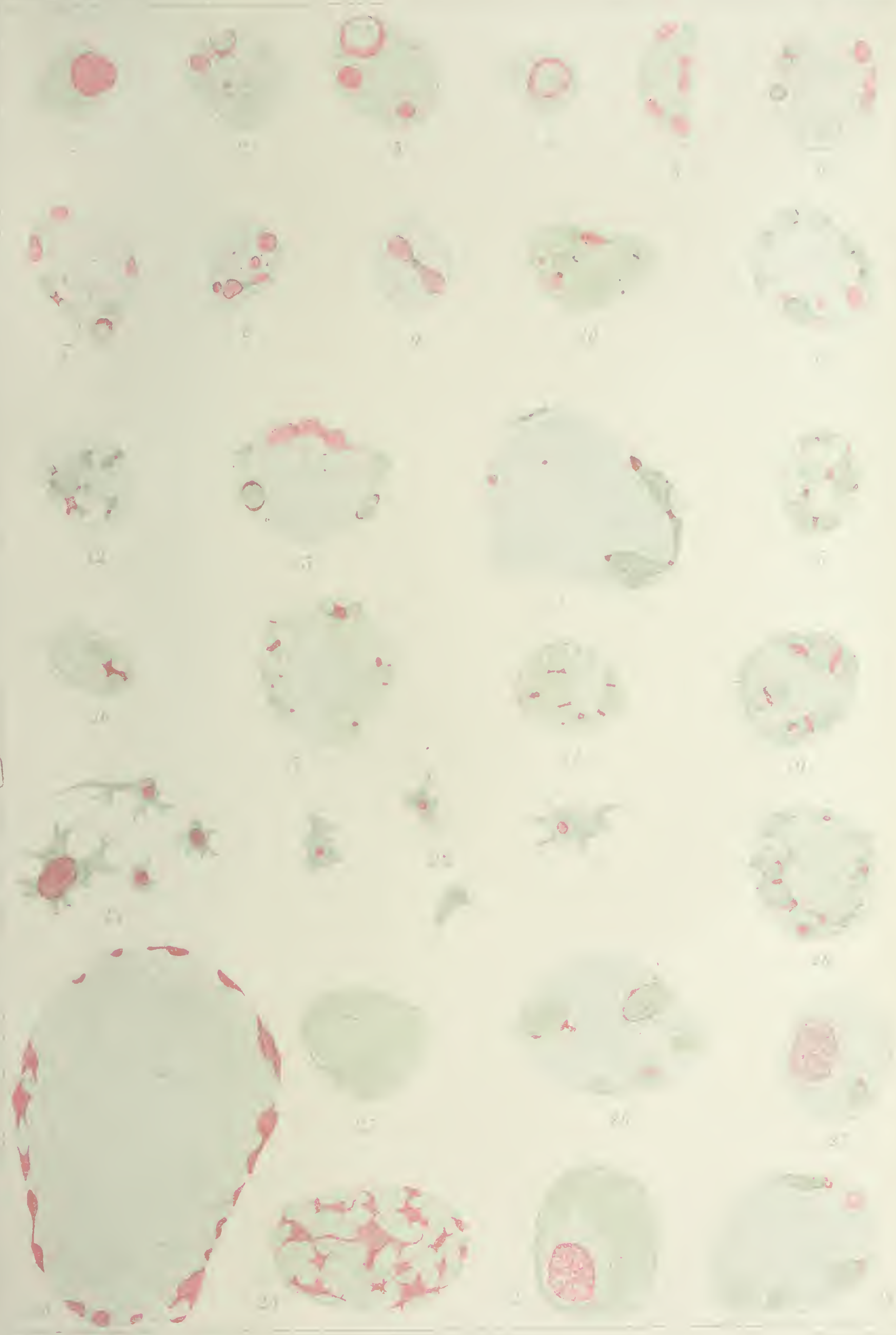
Par **P. STEPHAN**

(*Travail du laboratoire d'Histologie de l'École de médecine de Marseille.*)

PLANCHE II

Les récents travaux de **Montgomery** (98) et de **Vigier** (1900) constituent des mises au point sérieuses de l'état actuel de nos connaissances sur tout ce qui concerne le nucléole; je n'ai pas l'intention de recommencer ici un pareil travail: l'étude d'une nouvelle étude de ce genre ne sera nécessaire que lorsque de nombreuses recherches nous auront apporté encore un stock important de faits qu'il sera nécessaire de condenser. Je n'ai pas la prétention non plus de donner une histoire complète de la vésicule germinative des Téléostéens depuis la première différenciation des œufs jusqu'à leur maturation. Les longues et minutieuses recherches de **Carnoy** et **Lebrun** (97-98) sur la vésicule germinative des Urodèles, nous montrent combien sont nombreuses les modifications que subit cet élément au cours de son évolution. Je veux simplement attirer l'attention sur quelques phénomènes intéressants, que j'ai pu constater au cours d'études sur l'ovaire de quelques Poissons osseux.

Les renseignements que nous possédons sur la vésicule germinative des Poissons osseux ne sont pas nombreux. **Ransom** (67) indique que les œufs jeunes de *Gasterosteus* renferment de nombreuses taches germinatives périphériques, sphériques et homogènes. Il suppose qu'elles sont solubles dans quelques-uns



des composants du vitellus, ce qui expliquerait leur disparition dans les œufs mûrs. D'après **Brock** (78), dans l'œuf très jeune de l'Anguille il y a un ou deux grands nucléoles; leur nombre s'accroît avec la taille de l'œuf, mais leurs dimensions restent les mêmes. — **Scharff** étudie aussi l'œuf intraovarien des Poissons osseux (88). Dans les plus petits œufs examinés, il y a de nombreux nucléoles périphériques et quelques-uns dont la position est centrale. Dans les œufs plus gros, les nucléoles tendent encore plus à gagner la périphérie du noyau; un ou plusieurs nucléoles deviennent plus gros que les autres et, à leur intérieur, se voient des grains réfringents qui ont été quelquefois décrits comme endonucléoles. Dans les œufs encore plus gros, il arrive parfois que les gros nucléoles disparaissent presque complètement, laissant autour d'eux une partie incolore. Chez *Conger* l'auteur décrit le bourgeonnement d'un petit nucléole aux dépens d'un plus gros. Dans les œufs ayant atteint 132 μ, les nucléoles prennent des formes très irrégulières. Dans les œufs de *Trigla* de cette dimension, la surface du noyau s'élève en petites protubérances dont beaucoup contiennent un nucléole. Ces protubérances se rompent plus tard et deviennent des vésicules vitellines. Il ne semble pas impossible à **Scharff** que quelques-unes de ces portions détachées puissent aller à la surface de l'œuf former les cellules de l'épithélium folliculaire. — **Van Bambeke** (93) décrit la vésicule germinative de *Scorpæna scrofa*. Dans les plus jeunes ovules, les taches germinatives se colorent par le carmin, mais en conservant une réfringence spéciale; dans les autres ovules, les taches ne se colorent plus; il peut y avoir des intermédiaires entre les deux cas. Ces taches peuvent se ranger parmi les *nucléoles plasmatiques* de **Carnoy**, les *nucléoles* de **Zacharias**, les *nucléoles à pyrénine* de **Schwarz**. Il y a, en outre, des filaments chromatiques; quelques grains en sont plus volumineux, mais il n'y a pas de *nucléoles nucléiniens* de **Carnoy**. L'auteur figure, sans mentionner le fait, quelques-uns de ces grains plus volumineux appliqués contre un nucléole plasmatique. — **Henneguy**, à propos des œufs de *Syngnathus acus*, dit que les plus jeunes œufs contiennent un noyau renfermant un réseau chromatique très développé. Dans les œufs plus

âgés, la membrane nucléaire est tapissée d'un grand nombre de nucléoles et le centre du noyau est occupé par une petite masse finement granuleuse teintée en rose par la safranine, tandis que le reste du contenu est incolore. — **Cunningham** (95) confirme que, dans les jeunes œufs, la vésicule germinative est formée d'un gros nucléole et d'un réseau de chromatine; ensuite elle grossit et renferme plusieurs nucléoles appliqués contre la membrane; ces nucléoles sont formés en partie par une division du nucléole primitif, en partie par un accroissement en taille de petits granules nucléolaires présents en premier stade. On voit alors apparaître dans la région centrale des fibrilles nettes; quand le vitellus est formé, les nucléoles émigrent de la périphérie vers le centre et se trouvent plus tard autour et à l'intérieur des fibrilles. Chez le Turbot, il semble que la substance du nucléole est absorbée dans les fibrilles centrales pour former les chromosomes des mitoses polaires, mais la formation de ces chromosomes n'a pas été suivie. — La dernière étude que je connaisse sur la vésicule germinative des Poissons osseux est celle de **Fulton** (99); pendant l'accroissement de la vésicule germinative, il se développe en elle un réseau serré avec des nucléoles qui reposent à la périphérie du noyau et font saillie dans le cytoplasme; ils sont bien en relation avec la formation du vitellus. Lors de la maturation, la vésicule devient opaque; les nucléoles émigrent vers le milieu du noyau et se divisent en petits grains qui prennent part à la formation des chromosomes.

On peut se convaincre, par le résumé qui précède, que les auteurs sont suffisamment d'accord sur la constitution de la vésicule germinative très jeune; elle possède un nucléole chromatique net et très réfringent et un réseau chromatique dont un certain nombre de travées s'appuient sur ce nucléole. Je ne puis que confirmer ces données. Ce nucléole se rapproche, par toutes ses réactions colorantes, de la chromatine; d'après la terminologie de **Carnoy**, ce serait un nucléole nucléinien; pour **Vigier** (1900) ce serait un *faux nucléole*. Le réseau chromatique disparaît ensuite et il ne reste plus qu'une substance se colorant comme les substances plasmatiques, qui remplit toute la vésicule et dans

laquelle est plongée une tache germinative (fig. 1). Cette substance plasmatique correspond au caryoplasme de Carnoy; je n'ai pu y reconnaître qu'une constitution très finement granuleuse, mais je suis loin de prétendre qu'elle ne possède pas une structure réticulée ou que l'on n'y puisse pas trouver des filaments représentant le réseau nucléaire, car les Téléostéens ne sont pas un objet d'études bien favorable pour les fins détails de structure cytologique.

Ainsi que l'indique Montgomery (98), à part La Valette Saint-George (66) et Flemming (82) qui distinguent un *Hauptnucleolus* et un *Nebennucleolus*, le premier chez le Lapin, le second chez l'Homme, les auteurs ne décrivent qu'une sorte de nucléole dans la vésicule germinative des Vertébrés; van Bambeke dit bien qu'il y a un changement dans la constitution des taches germinatives de *Scorpœna scrofa*, mais sans qu'il y ait coexistence des deux formations. Dans les jeunes œufs de différentes espèces de Poissons, *Serranus cabrilla*, *Sargus annulatus*, *Smaris vulgaris*, on peut reconnaître des taches germinatives présentant les réactions colorantes des *nucléoles nucléiniens* et d'autres présentant les réactions des *nucléoles plasmatiques*. L'examen le plus attentif ne m'a pas permis d'établir le moindre rapport dans le nombre de ces éléments. Dans certaines vésicules germinatives, on ne voit que des nucléoles acidophiles; dans d'autres, il y a uniquement des nucléoles basophiles; le plus souvent enfin, les deux espèces coexistent dans le même œuf en proportions variables. Il semble bien que certains nucléoles soient formés par un mélange des deux substances, si l'on en juge par la nature intermédiaire de leurs réactions colorantes. La coexistence de deux sortes de taches germinatives semble être assez générale dans les jeunes œufs des Poissons osseux, mais ce n'est que chez les *Serranus* que j'ai pu observer les dispositions intéressantes que je vais décrire.

Dans les œufs un peu plus âgés de ces Poissons, on rencontre en grandes quantités des nucléoles où les deux substances sont juxtaposées; très souvent un nucléole plasmatique est entouré d'un cercle étroit de substance chromatique qui lui forme comme une membrane d'enveloppe; souvent la substance de cette mem-

brane proémine et constitue de petits épaississements sous forme d'un ou plusieurs petits boutons chromatiques (fig. 2). Il semble bien que, au moins dans certains cas, cette structure soit due à la modification des nucléoles nucléiniens dans lesquels se fait une réparation de deux substances chromatique et plasmatique; ces deux substances sont peut-être mélangées dans les nucléoles à aspect mixte dont j'ai déjà parlé. On peut en effet observer, à côté des nucléoles plasmatiques qui ne sont entourés que d'une très délicate membrane chromatique, d'autres nucléoles où cette membrane est beaucoup plus épaisse (fig. 3); il y en a d'autres où la partie centrale n'est pas purement plasmatique, mais semble encore imbibée d'un peu de substance chromatique, d'autant moins, du reste, que l'on se rapproche du centre (fig. 4). Ainsi s'accomplit une réparation progressive et graduelle de la substance plasmatique à l'intérieur de l'autre. Celle-ci peut, après avoir proéminé sous forme de bouton, se condenser tout entière dans ce petit amas, semblant laisser à nu la matière acidophile.

De semblables nucléoles composés n'avaient pas encore été décrits dans la vésicule germinative de Vertébrés. **Van der Stricht** (95) a bien décrit une vacuole centrale dans la tache germinative de l'œuf d'*Amphioxus*; ainsi que j'ai pu m'en assurer, il s'agit dans la formation de cette soi-disant vacuole, d'un processus tout à fait analogue à celui que je viens de décrire, avec une élaboration progressive de matière plasmatique dans la région centrale du nucléole. **Carlier** a aussi décrit une vacuole centrale dans l'œuf du Hérisson commun (99). Récemment, **Regaud** a décrit dans l'ovule de la Chienne un ou deux nucléoles formés chacun de deux parties distinctes par leur coloration, mais emboîtés.

Au contraire, les nucléoles composés sont connus depuis longtemps dans l'ovule d'un grand nombre d'Invertébrés. **Leydig** (55), **v. Hessling** (54), **Lacaze-Duthiers** (54) l'avaient reconnu chez les Lamellibranches. **Flemming** (74) confirme le fait chez *Anodonta*, *Unio*, *Dreissena*; il distingue un *Hauptnucleolus* et des *Nebennucleolen*, le premier se compose d'une petite partie très réfringente et très colorable et d'une partie plus grosse, plus

claire et moins colorable, qui se gonfle dans les acides. Les *Nebennucleolen* montrent les mêmes propriétés que la grande partie claire du *Hauptnucleolus*; la partie brillante de ce dernier se colore d'une façon particulièrement intense. **Hertwig** trouve une distinction analogue dans les œufs de *Tellina*, *Helix*, *Ascidia*, *Sphœrechinus*, *Asteracanthion*; le *Hauptnucleolus* se compose de nucléine et les *Nebennucleolen* de paranucléine. **Giard** (81) décrit la formation d'un nucléole double dans l'œuf de *Spiophanes*; **Platner** (86) décrit aussi des nucléoles doubles dans l'œuf d'*Arion*, d'*Helix*; **Nussbaum** (87), **Brauer** (91) chez *Hydra*; **Vejdovsky** (82) chez *Sternaspis*; **Stuhlmann** (86) chez *Carabus*; **Davenport** (91) chez *Plumatella*; **Lönnberg** (92) chez *Doris*, *Æolidia*, *Mytilus*. **Hæcker** (92), chez *Canthocampus*, dit que, vers la fin de la maturité de l'œuf, quand l'épaississement de la chromatine a atteint son maximum, à côté du petit Hauptnucleolus, il y a des Nebennucleolen se colorant moins fortement; il admet qu'il y a apparition de substance nucléolaire de nouvelle formation se colorant moins fortement; il compare cette disposition à ce que **Flemming** décrit chez les Lamellibranches; chez les Échinodermes, il considère que les Nebennucleolen s'uniront au Hauptnucleolus (93); ces Nebennucleolen jouent un double rôle : ils accroissent la masse du nucléole et excrètent certaines substances, et cela à l'aide de substances rejetées dans la formation de la chromatine. **Stauffacher** (93) trouve que chez *Cyclas* les deux espèces se teignent de même par l'hématoxyline et différemment par le carmin boracique. **Floderus** (96), dans l'œuf des Ascidies, trouve que le nucléole est une substance réfringente qui en entoure complètement ou presque complètement une autre analogue à une vacuole, moins réfringente, contre laquelle elle est nettement limitée. Dans les vésicules germinatives plus âgées, il y a en outre plusieurs Nebennucleolen plus petits. Par double coloration à l'éosine et à l'hématoxyline, le Hauptnucleolus est éosinophile. **List** (96) entreprend une étude des deux sortes de nucléoles, au moyen de la formation du bleu de Prusse dans les Nebennucleolen à la suite du traitement par le ferrocyanure de potassium et l'acide chlorhydrique. Dans de très jeunes œufs de *Mytilus*, les deux sub-

stances sont présentes; le Hauptnucleolus forme la masse principale, dans les jeunes œufs il forme une grosse sphère dans laquelle est enfermé un petit Nebennucleolus. On peut trouver deux formations analogues dans des œufs plus âgés. Le Nebennucleolus peut aussi être accolé au Hauptnucleolus. Souvent, aussi, en outre du Nebennucleolus enfermé dans le Hauptnucleolus, il y en a un autre isolé dans le noyau. On trouve aussi parfois dans le Hauptnucleolus une ou plusieurs vacuoles. Souvent, quand le Hauptnucleolus possède une vacuole, on voit dans le réseau de chromatine du noyau de petites sphères bleues comme si ces dernières en avaient été expulsées. Chez *Pholas dactylus*, les Nebennucleolen sont plus développés; on en voit un très net dans les œufs très jeunes où le Hauptnucleolus est à peine indiqué. Dans les œufs plus âgés, le Hauptnucleolus a souvent la forme d'un croissant, la sphère étant complétée par un Nebennucleolus ou par une vacuole. Dans les œufs plus âgés, le Nebennucleolus dépasse de beaucoup le Hauptnucleolus; c'est une grosse sphère sur le bord de laquelle est enchâssé le Hauptnucleolus; souvent un autre Nebennucleolus. Plus rarement on a un gros Nebennucleolus elliptique muni d'un petit Hauptnucleolus à chaque extrémité. Si l'on considère la forme où l'on a deux couples constitués chacun d'un petit Hauptnucleolus et d'un gros Nebennucleolus, ces deux derniers tournés l'un vers l'autre, on a l'impression qu'il y a eu division du Nebennucleolus. Montgomery (98) figure un très grand nombre d'espèces de nucléoles; il décrit des nucléoles de différentes espèces dans un même noyau, ainsi que toutes sortes de variétés de vacuoles dans ces nucléoles; ce qu'il appelle des vacuoles contient souvent une substance se colorant d'une façon spéciale et comme il n'emploie pas la réaction de List, il est assez difficile de se rendre compte des cas où ces deux auteurs décrivent la même chose, comme c'est bien vraisemblable pour les œufs des Mollusques. Dans un seul cas, sa figure 22, représentant un noyau de *Gregarina* de *Carinella annulata*, il figure un gros nucléole elliptique colorable par l'hématoxyline et recouvert à chaque extrémité d'une petite calotte éosinophile; c'est là un aspect tout à fait comparable au nucléole elliptique de *Pholas* que décrivait List.

Aucun de ces auteurs ne décrit la formation des nucléoles doubles comme une différenciation progressive. Pour **Montgomery** même, le plus souvent les *vacuoles* se montrent d'abord très petites, puis se fusionnent de façon à former des masses plus importantes; de pareils aspects donneraient plutôt l'idée d'une sécrétion ou bien, comme il l'admet dans certains cas, il y aurait absorption par le nucléole de particules préformées venant du protoplasma. Dans les formations que j'ai décrites, on ne peut songer à une pareille absorption et la substance nucléolaire plasmatique élaborée, ne donne jamais l'impression de gouttelettes de liquide enfermées dans une matière de consistance très différente.

Quand l'œuf des Téléostéens augmente de volume, le nombre des taches germinatives s'accroît rapidement, ainsi que l'ont indiqué tous les auteurs. Comment se fait cette augmentation? Nous avons vu que **Cunningham** indique deux modes : d'une part, les nucléoles déjà existant se divisent, d'autre part, il s'en développe de nouveaux par l'accroissement de petits granules nucléolaires qui existaient déjà. Ce dernier mode me semble probable aussi bien pour l'une des espèces de nucléoles que pour l'autre (fig. 2), mais il est difficile de se prononcer d'une façon très catégorique et d'ailleurs ces grains pourraient provenir des nucléoles déjà formés, soit au moyen d'un bourgeonnement, soit à la suite d'une résolution de ces nucléoles analogue à celles dont nous parlerons plus loin. La division se voit au contraire avec la plus grande facilité. Elle peut se présenter sous l'aspect d'un bourgeonnement, le nucléole-fille étant beaucoup plus petit; les petits boutons chromatiques que nous avons décrits dans les nucléoles doubles peuvent probablement s'accroître et se rattacher à ce mode de bourgeonnement. La division a lieu souvent aussi par élongation, puis étranglement du nucléole, qui prend alors la forme d'un haltère (fig. 5).

Ces nucléoles en haltère sont très nombreux dans les vésicules germinatives des Poissons osseux, mais chez *Serranus cabrilla* ils présentent souvent un aspect très particulier; généralement les deux masses principales sont plasmatiques, tandis que la branche qui les réunit est nucléinienne et colorée d'une façon intense par les couleurs basiques (fig. 6) : la différence de

teinte est absolument tranchée. C'est là un aspect que je n'ai trouvé décrit nulle part. Quand les nucléoles chromatiques subissent une division du même genre, il arrive souvent que la branche d'union est encore plus fortement colorée, comme s'il y avait en ce point une condensation de la substance chromatique (fig. 6). Du reste la substance des haltères, comme celle des nucléoles simples, peut, ainsi que nous l'avons vu, être d'une nature intermédiaire, comme formée par le mélange de matière plasmatique et de matière chromatique; là encore l'union se fait au moyen d'un trait plus vivement coloré. Enfin l'un des nucléoles peut être plasmatique et l'autre chromatique (fig. 7). Mais, si général que semble être le fait que la matière chromatique soit condensée au niveau de la région d'union des deux nucléoles, ce n'est pourtant pas une règle constante. Il y a des cas où la substance de deux nucléoles chromatiques semble simplement étirée, sans présenter de condensation; je ne crois pourtant pas avoir rencontré d'exception comparable pour les nucléoles plasmatiques : ils m'ont toujours paru présenter le trait chromatique. Il y a aussi quelques cas, beaucoup moins fréquents, mais bien certains, où la branche unitive de deux nucléoles bien chromatiques est très franchement plasmatique (fig. 7, 8). Si cette branche est très allongée, sa partie moyenne peut être chromatique, tandis que les régions d'insertion sur les nucléoles sont plasmatiques (fig. 9).

Tous les rapports de grandeur peuvent exister entre les nucléoles ainsi accolés, depuis la taille à peu près égale qu'ils avaient dans les cas que nous venons de décrire, jusqu'au simple bourgeonnement dont nous parlions plus haut. Quand ce bourgeon n'est pas trop petit, on peut voir au niveau de sa base un trait fortement chromatique (fig. 10); mais il y a des cas aussi où ce trait n'existe pas. La façon dont se fait ce bourgeonnement montre aussi des modalités très diverses; le nucléole principal et le nucléole-fille peuvent être tous deux de même substance, chromatique ou plasmatique; il peut y avoir un bourgeon chromatique sur un nucléole plasmatique ou bien un bourgeon plasmatique sur un nucléole chromatique (fig. 10, 11).

Dans les vésicules plus âgées, le nombre de ces nucléoles composés augmente encore et, en même temps, ils deviennent plus compliqués; on voit des chaînes formées de trois nucléoles plasmatiques ou chromatiques, dont les parties rétrécies sont toujours fortement chromatiques; des bourgeons peuvent s'adjoindre aux nucléoles extrêmes, les chaînes peuvent être composées d'un plus grand nombre de segments (fig. 11, 13).

Tandis que les figures que nous avons rencontrées jusqu'à présent étaient presque toujours d'une remarquable régularité, les formes deviennent maintenant très variables; d'autre part, les nucléoles sont appliqués plus étroitement contre la membrane de la vésicule germinative et doivent être surtout examinés dans les cas où l'on peut observer de face une calotte enlevée à une de ces vésicules. La substance plasmatique prédomine encore plus qu'au stade précédent. Au lieu de constituer toujours des amas plus ou moins sphériques ou ovoïdes, elle présente des contours plus irréguliers. On n'a plus de simples chaînes, mais les masses chromatiques s'unissent à trois ou quatre de leurs voisines et ces formations branchues prennent une très grande importance (fig. 13, 14, 15). Le bourgeonnement peut se faire aussi avec beaucoup d'irrégularité, un même nucléole pouvant donner naissance à deux, trois bourgeons ou même un plus grand nombre, et ceux-ci peuvent être de nature différente. Parfois un nucléole plasmatique est uni à deux autres et les deux bases chromatiques sont reliées entre elles (fig. 16). Cela amène aux cas où la substance plasmatique forme une sorte de figure en trèfle dont la partie médiane est occupée par une petite masse chromatique (fig. 17, 18). Si j'insiste sur ces faits, c'est qu'ils nous permettent de suivre l'extension progressive de la substance nucléaire plasmatique et de comprendre comment des portions de substance chromatique finissent par être complètement englobées dans la première. Il n'est du reste pas nécessaire d'invoquer toujours des formations analogues aux figures en trèfle; la masse des nucléoles plasmatiques s'étend, les collerettes chromatiques deviennent fusiformes, leurs extrémités n'atteignent pas les deux bords et finalement elles deviennent isolées à l'intérieur (fig. 19, 20).

Enfin, sur des vésicules germinatives encore plus âgées, la substance chromatique est complètement noyée dans de larges flaques plasmatiques étalées à la surface de la membrane nucléaire. Ces flaques plasmatiques, souvent très volumineuses, de forme essentiellement variable, présentent des prolongements ramifiés (fig. 21, 22). On les prendrait volontiers pour des cellules du tissu conjonctif et les masses chromatiques situées à leur intérieur contribuent grandement à augmenter cette ressemblance, en formant comme les noyaux de ces pseudo-cellules.

On voit fréquemment des anastomoses entre les prolongements de ces masses nucléaires; comme ces prolongements sont très délicats et que l'observation se fait toujours dans des conditions peu favorables, étant donnée l'obligation d'examiner des coupes un peu épaisses, où l'on puisse voir de face une calotte de vésicule germinative, on conçoit que ces anastomoses doivent être encore plus nombreuses. Nous arrivons ainsi à une conception très particulière de l'appareil nucléolaire de ces vésicules germinatives. L'ensemble forme un réseau de substance nucléolaire plasmatique accolé à la surface interne de la membrane de la vésicule et, au niveau des régions les plus larges de ce réseau, les parties chromatiques sont disposées sous forme de noyaux plus ou moins volumineux. Cette disposition est surtout bien caractérisée vers l'époque où commence la formation du vitellus. Plus tard les œufs sont très volumineux, le contour des vésicules germinatives est irrégulier; l'aspect est beaucoup moins typique. Mais je dois remarquer que je n'ai rien rencontré qui puisse me permettre de conclure au passage *in toto* de la substance des nucléoles dans le cytoplasme de l'œuf, ainsi que l'admettent en particulier **Scharff** et **Fulton** chez les Téléostéens.

Dans les œufs des autres espèces, que j'ai examinés à un stade analogue, l'ensemble des nucléoles forme aussi un réticulum périphérique, ainsi que je l'ai représenté chez *Sargus annulatus* (fig. 23, 24). Mais ici je n'ai pas pu voir deux substances séparées l'une de l'autre. Il y a bien, dans les jeunes œufs, des nucléoles de deux sortes, ainsi que je l'ai indiqué; mais

plus tard je n'ai rencontré ni les figures en haltères ni les autres genres de nucléoles composés de *Serranus*; la disposition réticulée de l'ensemble des nucléoles semble donc avoir une signification d'un valeur plus générale que la séparation des deux substances dans les nucléoles. Il n'est pas à ma connaissance que l'on ait décrit une semblable disposition. **Cunningham**, **Scharff** ne la mentionnent pas chez les Poissons qu'ils ont examinés. **Fulton**, dans son mémoire, dont je n'ai pu avoir que l'analyse, parle d'un réseau serré avec des nucléoles qui reposent à la périphérie du noyau; mais je ne sais s'il fait allusion à la structure que je viens de décrire. Les auteurs qui se sont occupés des œufs des autres groupes ne mentionnent non plus rien de semblable.

Rückert (92) avait décrit dans la vésicule germinative des *sélaciens*, des filaments très délicats et plumeux qu'il considère comme les chromosomes très agrandis en taille et dans lesquels la substance chromatique se montre, à cause de cela, très raréfiée. **Carnoy** et **Lebrun** considèrent au contraire que ces filaments plumeux sont des figures de résolution des nucléoles, semblables à ce qu'ils décrivent avec de très grands détails chez les *Urodèles*. Nos préparations n'avaient pas été faites dans le but de rechercher de pareilles figures de résolutions mais j'ai néanmoins pu voir à certains stades une active destruction de nucléoles. Dans les vésicules jeunes, on trouve souvent des aspects comparables à ce que **Carnoy** et **Lebrun** appellent *résolution magmatique*; c'est surtout à l'époque du frai, chez des animaux non mûrs, que l'on peut observer ce mode : les nucléoles plasmatiques peuvent devenir granuleux, leur taille s'accroît, leurs limites d'abord encore visibles deviennent indistinctes et bientôt ils disparaissent complètement dans le caryoplasme (fig. 25, 26). Plus souvent il semble se former une vacuolisation des nucléoles, aussi bien plasmatiques que chromatiques; la substance nucléaire se montre comme une sorte de réseau à mailles plus ou moins grossières, mais dont le bord peut être encore net, et en certains points duquel semble pouvoir encore se former un bourgeonnement de substance bien active (fig. 27, 28, 29). Mes observations ne sont pas assez

bonnes pour pouvoir me prononcer sur la nature des filaments que **Carnoy** dit avoir retrouvés; on voit bien une structure plus ou moins filamenteuse, souvent même des grains chromatiques distribués sur ces filaments; j'ai reproduit un des aspects les plus nets que j'ai observés, mais je ne puis pas aller plus loin dans l'explication de ces figures. A côté de l'opinion de **Rückert** et de celle de **Carnoy** et **Lebrun**, pourrait prendre place celle que ce sont des tentatives vouées à l'impuissance de construction du réseau nucléaire ; mais je ne me reconnais pas le droit de me prononcer pour l'une ou pour l'autre de ces hypothèses.

Nous pouvons maintenant essayer d'interpréter les phénomènes que nous avons observés. L'étude des cas simples nous a montré que les nucléoles peuvent probablement se différencier, au cours de leur croissance, en deux substances différentes, dont l'une est la substance des nucléoles chromatiques; ces deux substances peuvent exister à l'état de mélange, mais chez *Serranus* elles tendent à se séparer. La quantité de ces substances augmente ensuite beaucoup de volume dans les vésicules germinatives. La substance nucléolaire plasmatique peut-elle s'accroître d'une façon autonome? Je considère la chose comme probable. Mais elle doit surtout être édifiée d'une façon continuelle, comme nous l'avons déjà vue se former, par différenciation de la substance chromatique. **Hæcker** admet aussi que, chez les Vertébrés et les Cyclopes les Nebennucleolen sont formés de substances dérivées de la chromatine (93); cela nous expliquerait en partie les structures compliquées que j'ai décrites. La substance chromatique s'accroît certainement. Les petits bourgeons qu'elle forme sur les nucléoles de différentes sortes en font foi. Les parties ainsi formées se différencient à leur tour pour donner les deux substances; la substance chromatique se porte encore à la périphérie. On comprend que, dans ce cas, la région interposée aux deux masses plasmatiques est formée de substance chromatique pure, et il est possible que l'enveloppe chromatique restée autour des nucléoles plasmatiques subisse un retrait vers cette masse chomatique pure. Mais il faut convenir que cette hypothèse explique mal les cas où c'est justement un petit bourgeon qui est plasmatique, alors que le

reste de la masse est chromatique, et celui où la branche d'union de deux nucléoles chromatiques est plasmatique.

Tous ces phénomènes aboutissent, en somme, surtout à une séparation des deux substances. Si nous considérons maintenant l'organisation réticulée des nucléoles des vésicules plus âgées, nous ne pouvons nous empêcher d'avoir l'impression que ces masses de substance plasmatique anastomosées et ramifiées doivent manifester une activité amiboïde très intense. Du reste, de nombreux auteurs ont décrit des mouvements amiboïdes des nucléoles, et particulièrement **Auerbach** (74) chez les Poissons osseux. Comme corollaire de ces mouvements amiboïdes, la division et la fusion des nucléoles se comprennent aisément. Grâce à ce processus, se produit un brassage intense de toute la masse; il est évident que ce brassage favorise sa nutrition, son augmentation de volume et ses échanges avec le caryoplasme et le cytoplasme. On comprend que, si les deux substances nucléolaires sont de consistance à peu près égale, ce brassage doit les mélanger complètement; on comprendrait alors pourquoi, chez *Sargus annulatus*, nous ne pouvons distinguer qu'une seule substance dans ce réticulum. Il serait extraordinaire que la substance plasmatique fût ici complètement absente alors qu'elle occupe une place si importante dans un groupe voisin. Si nous admettons au contraire que les deux substances nucléolaires puissent être ici mélangées, nous établirons une explication beaucoup plus admissible de ces différences d'aspect.

Sans vouloir nous prononcer sur la présence ou l'absence, dans la vésicule germinative, des chromosomes en tant qu'individualités, nous devons bien admettre que la plus grande masse de la chromatine du noyau est en ce moment contenue dans les nucléoles. On sera alors obligé de reconnaître que la chromatine et la substance plasmatique nucléolaire, c'est-à-dire celle qui constitue ce que l'on est convenu d'appeler les vrais nucléoles, sont susceptibles de se séparer et de se mélanger d'une façon incessante; des aspects très différents peuvent ainsi être produits par une simple question de consistance de l'une ou de l'autre de ces substances. On comprendra aisément que cette hypothèse n'est nullement incompatible avec les faits si

nombreux où le nucléole est bien nettement individualisé pendant toute la vie de la cellule : deux substances susceptibles de se séparer ou de se mélanger peuvent rester dans l'un de ces états pendant un temps plus ou moins long. On explique facilement aussi le sort des nucléoles, quel qu'il soit, pendant la division cellulaire. Puisque la substance chromatique peut édifier de la substance nucléolaire plasmatique, le nucléole pourra sans inconvénient être expulsé du noyau avant la mitose, passer *in toto* dans l'une des cellules filles, ou se diviser pour se porter en parties égales dans chacune d'entre elles ou se mélanger à la substance des chromosomes.

Index bibliographique.

74. Auerbach L. — Organologische Studien zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. H. 1. Breslau.

93. Van Bambeke C. — Élimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de *Scorpæna scrofa*. *Bull. Acad. roy. Belg.*, vol. 25.

91. Brauer A. — Ueber die Entwickelung von *Hydra*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, 55 Bd.

78. Brock J. — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. *Morph. Jahrb.*, 4 Bd.

99. Carlier. — Note on the ovarian ova of the Edgehog. *Journ. Anat. Physiol. Lond.*, t. 33

97. Carnoy et Lebrun. — La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. *La Cellule*, t. 12.

99. Carnoy et Lebrun. — La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. *La Cellule*, t. 14.

95. Cunningham J.-T. — On the Histology of the Ovary and of the ovarian Ova in certain marine Fishes. *Q. J. M. S.*, n. s., t. 30.

91. Davenport C.-B. — Observations on Budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. *Bull. Mus. Comp. zool. Harvard*, t. 22.

74. Flemming W. — Ueber die ersten Entwickelungserscheinungen im Ei der Teichmuschel. *Arch. f. mikr. Anat.*, 10 Bd.

82. Flemming W. — Zellsubstanz, Kern, Zelltheilung. Leipsig.

96. Floderus M. — Ueber die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. *Zeit. f. wiss. Zool.*, 61 Bd.

99. Fulton. — On the Growth and Maturation of the ovarian Eggs of Teleostean Fishes. *Ann. Rep. fish. Board Scotland.*

81. Giard A. — Sur un curieux phénomène de préfécondation observé chez une Spionide. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 93.

92. Hæcker V. — Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocampus*. *Spengell's zool. Jahrb.*, 5 Bd.

93. Hæcker V. — Die Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. *Arch. f. mikr. Anat.*, 42 Bd.

93. Henneguy. — Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, vol. 29.

77. Hertwig O. — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung der thierischen Eies. *Morph. Jahrb.*, 3 Bd.

78. Hertwig O. — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung der thierischen Eies. *Morph. Jahrb.*, 4 Bd.
54. Von Hessling. — Einige Bemerkungen zu der Herren Dr. Kebers Abhandlung « Ueber das Eintritt der Samenzellen in das Ei », etc. *Zeit. f. wiss. Zool.*, 5 Bd.
54. Lacaze Duthiers. — Recherches sur les organes génitaux des Acéphales lamellibranches. *Ann. Sc. nat.*, *sér.* 4, vol. 2.
66. La Valette Saint-George. — Ueber die Keimfleck und die Deutung der Eitheile. *Arch. f. mikr. Anat.*, 2 Bd.
55. Leydig F. — Ueber *Cyclas cornea* Lam. *Müllers Arch. f. Anat. und Physiol.*
96. List T. — Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe I. Ueber die Färbung thierischer Gewebe mit Berlinerblau. *Mitth. d. zool. Station z. Neapel*, 12 Bd.
92. Lönnberg E. — Kernstudien. *Verhand. der biol. Ver. v. Stockholm*, 4.
98. Montgomery. — Comparative cytological Studies with especial Regards to the Morphology of the Nucleolus. *J. Morphol. Boston*, vol. 15.
37. Nussbaum M. — Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. *Arch. f. mikr. Anat.*, 21 Bd.
86. Platner G. — Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. *Arch. f. mikr. Anat.*, 26.
67. Ransom W.-H. — Observations on the Ovum of osseous Fishes. *Phil. Trans. London*, vol. 157.
01. Regaud Cl. — Sécrétion par les cellules folliculeuses d'un produit particulier. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 53, 1901.
92. Rückert J. — Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. *Anat. Anz.* 7 Jg.
88. Scharff. — On the intraovarian Egg of some osseous Fishes. *Q. J. M. S.*, n. s., t. 28.
93. Stauffacher H. — Eibildung und Furchung von *Cyclas cornea* L. *Jenaisch. Zeit. f. Naturw.* N. F. 28 Bd.
95. Van der Stricht O. — La maturation et la fécondation de l'œuf d'*Amphioxus lanceolatus. Bull. Acad. Roy. Belg.*, *sér.* 3, vol. 30.
86. Stuhlmann F. — Die Reifung des Arthropodeneies. *Ber. d. naturforsh. Gesellsh. v. Freiburg in B.* 1.
82. Vejdovsky F. — Untersuchungen über Anatomie, Physiologie und Entwickelung von *Sternaspis. Denkschr. d. Wien. Akad. d. Wiss.*, 43 Bd.
1900. Vigier. — Le Nucléole, morphologie, physiologie. *Thèse de Paris.*

Explication de la planche II.

Toutes les figures sont empruntées à des préparations d'ovaires de *Serranus cabrilla*, à l'exception des fig. 23 et 24 prises à *Sargus annulatus.* Coloration à la safranine et au vert lumière. Nachet, obj. 1/12 à immers., occ. 2. Dessin à la chambre claire à hauteur de la préparation. Les vésicules germinatives sont représentées isolées. Dans les figures 21 et 22 on a dessiné simplement les taches germinatives, en conservant leurs rapports sans indiquer leurs contours ni le protoplasma.

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE

DES GANGLIONS LYMPHATIQUES DE L'OIE

Par le Dr S. FLEURY
Préparateur d'histologie à la Faculté de médecine de Montpellier[1].

PLANCHE III.

Deux considérations principales ont provoqué les recherches que je vais exposer : la première, c'est qu'il n'existait pas de renseignements histologiques sur la structure des ganglions lymphatiques des Oiseaux; la seconde, c'est que la distribution et le petit nombre de ces organes, chez ces animaux, laisssaient supposer que leur structure pourrait bien présenter quelques particularités intéressantes, ce qui s'est effectivement réalisé.

On trouvera, dans le chapitre consacré à l'Historique, les détails relatifs à la découverte de ces ganglions et ce que l'on sait sur leur structure. Pour le moment, j'exposerai brièvement la distribution des ganglions et des organes lymphoïdes chez les différents Vertébrés, afin de faire mieux ressortir les particularités qui sont propres aux ganglions lymphatiques des Oiseaux.

Il importe tout d'abord de préciser ce que l'on doit entendre par le terme *ganglion lymphatique*. En effet, le mot allemand *Lymphdrüse* (*glande lymphatique*) a été indistinctement appliqué à des organes assez différents les uns des autres, bien qu'ayant une structure fondamentale à peu près la même et des fonctions sans doute très voisines. Par exemple, ce terme a servi à désigner à la fois les follicules clos de l'intestin et les véritables ganglions lymphatiques. Aussi en est-il résulté des confusions

1. Travail du laboratoire d'histologie dirigé par M. le prof. L. Vialleton.

qui rendent difficile la lecture de certains travaux et peuvent même induire en erreur.

C'est pourquoi il est bon d'avoir sans cesse présente à l'esprit l'ancienne classification de **Brücke**, qui comprenait sous le nom de *glandes lymphatiques périphériques* toute une série d'organes lymphoïdes plus ou moins analogues aux follicules clos, et qu'il distinguait, par ce terme commun, des ganglions lymphatiques vrais.

Les glandes lymphatiques périphériques, qui offrent des degrés de complication très divers, car on peut considérer comme telles depuis les simples infiltrations leucocytaires permanentes jusqu'aux nodules bien individualisés, tels que les follicules clos de l'intestin, existent chez tous les Vertébrés. On pourrait encore les appeler *glandes lymphoïdes intra* ou *périviscérales*, car elles sont situées dans l'épaisseur même ou dans les parois des organes. On les trouve dans différents points de la muqueuse du tube digestif, soit dans le vestibule buccal ou pharyngien, soit dans l'intestin proprement dit, soit même dans l'estomac (**Oppel** 41, *passim*). Elles existent à l'état diffus dans la muqueuse bronchique. On les rencontre aussi autour de certains vaisseaux, dans l'épaisseur de leur tunique adventice, par exemple autour des vaisseaux mésentériques chez *Trigla hirundo*, *Dactyloptera volitans*, *Cobilis fossilis* (**Leydig** 16, p. 479), ou bien sous la forme d'une gaine lymphoïde entourant les artères mésentériques et baignant directement dans la lymphe des gaines périvasculaires chez la Grenouille (**Cuénot** 30, p. 50-60). On les rencontre encore autour du ventricule et du bulbe artériel de l'Esturgeon (**Leydig** 16, et **R. Hertwig** 20). Enfin, elles peuvent même se rencontrer dans l'épaisseur de certaines glandes, par exemple dans le rein des Sélaciens, où elles forment des amas lymphoïdes plus ou moins considérables, ou bien à la périphérie du foie, en manière de couche lymphoïde corticale, chez l'Axolotl ou le Triton. Il existe également, chez les Poissons, d'autres formations analogues que je pourrais citer ici, mais dont je ne parlerai que plus tard, parce qu'on les a considérées comme des ganglions lymphatiques.

Si tous ces organes sont en rapport avec les vaisseaux lym-

phatiques, ce qui n'est pas absolument certain, puisque la présence de vaisseaux lymphatiques n'est pas encore définitivement admise chez les Poissons, c'est toujours avec les rameaux les plus périphériques de ce système, qui les entourent plus ou moins étroitement. Jamais ils ne sont traversés par un courant lymphatique contenu dans un vaisseau isolable dont ils interrompraient la continuité. Ils sont tout simplement placés sur les côtés du courant lymphatique et n'ont pas, sur la marche de ce dernier, l'influence qu'exercent sur lui les ganglions lymphatiques vrais. En un mot, ils sont baignés par la lymphe, mais ne forment pas une sorte de filtre ou de barrage interposé sur le cours de cette dernière.

Ces organes lymphoïdes périphériques représentent seuls l'appareil lymphatique glandulaire chez les Poissons et les Amphibiens, et il n'y a jamais, chez ces animaux, de ganglions lymphatiques véritables. On ne peut, en effet, considérer comme tels certains organes qui, chez eux, ont été parfois décorés du nom de ganglions lymphatiques : par exemple, les organes lymphoïdes de l'œsophage des Squales et des Raies et le prétendu ganglion du sinus céphalique des Téléostéens. Les organes lymphoïdes siégeant dans l'épaisseur de la muqueuse œsophagienne et dénommés *ganglions* par Sappey (25) ne sont évidemment pas des ganglions véritables; ils sont intraviscéraux, étant placés dans les tuniques de l'œsophage, et, d'après la figure de Sappey (pl. VII, fig. 5), ils ne possèdent que des lymphatiques efférents, ce qui permet de les ranger tout à fait dans la catégorie des glandes périphériques, ainsi qu'on l'a vu plus haut.

Quant à l'organe décrit par Trois (24) et qui consiste en une masse de tissu adénoïde placée dans les sinus céphaliques derrière la ceinture scapulaire, il paraît devoir se rapprocher des formations périvasculaires rappelées ci-dessus. Étant donné que le sinus céphalique, considéré par cet auteur comme lymphatique, est actuellemeut regardé comme une veine, il est tout naturel de penser qu'il s'agit là d'une infiltration lymphoïde de la paroi veineuse, faisant saillie dans la lumière du vaisseau parce qu'elle ne peut se développer dans l'autre sens, en raison de la présence de la ceinture osseuse.

Les Poissons et les Batraciens ne possèdent donc que des organes lymphoïdes périphériques et pas un seul ganglion.

Les Vertébrés supérieurs sont pourvus, comme les Ichthyopsidés, de glandes lymphatiques périphériques; mais on voit apparaître chez eux, pour la première fois, un appareil lymphatique plus compliqué : ce sont les ganglions lymphatiques proprement dits. Ces organes sont constitués par des amas de tissu lymphoïde qui, au lieu de rester enfouis, comme les précédents, dans l'épaisseur même des organes, s'isolent et s'individualisent en un petit nodule entouré d'une capsule propre. Chaque ganglion entre toujours en relation avec au moins un vaisseau lymphatique, sur le trajet duquel il s'interpose, coupant ainsi le vaisseau en deux segments : l'un périphérique (vaisseau afférent), l'autre central (vaisseau efférent); et la lymphe, pour aller de l'un à l'autre, est contrainte de cheminer à travers des voies étroites et tortueuses, ménagées entre les masses de substance lymphoïde.

Le premier ganglion qui ait été signalé parmi les Vertébrés a été découvert par Owen (8) dans le mésentère de *Crocodilus acutus*; on n'en a pas trouvé chez d'autres Reptiles. La place qu'il occupe mérite d'attirer l'attention, parce qu'elle est tout à fait différente de celle des premiers ganglions connus chez les Vertébrés.

Chez les Oiseaux, en effet, on rencontre une paire de ganglions situés sur l'extrémité inférieure des vaisseaux lymphatiques du cou, un peu en avant de leur embouchure dans les veines. D'après la plupart des auteurs, il n'en existe d'autres ni dans le mésentère, ni dans les points du corps où l'on en rencontre d'habitude chez les Mammifères. Toutefois, Panizza (7) en figure une paire à la naissance de l'artère fémorale profonde sur l'aorte abdominale. Mais, quoi qu'il en soit, leur nombre est remarquablement réduit.

Les ganglions lymphatiques sont nombreux chez les Mammifères; ils sont placés soit dans le mésentère, où ils apparaissent pour la première fois, si l'on met à part le ganglion mésentérique du Crocodile, soit à la racine des membres et le long du cou.

Les ganglions mésentériques ont une distribution variable suivant les espèces. D'après **Cuvier** (12), ils sont rassemblés en une seule masse dans l'Ours et le Phalanger brun, en deux masses chez la Belette. Chez le Chien, le Chat, le Lion, le Dauphin, ils se groupent en une masse principale, le *pancréas d'Aselli*, près duquel se trouvent des nodules accessoires. Dans les Galéopithèques, les Rongeurs, les Pachydermes et les Ruminants ils sont aussi séparés, quoique les principaux soient toujours rapprochés de la naissance du mésentère. Parmi les Insectivores, ils sont plus rassemblés chez les espèces plus exclusivement carnassières (Taupe), ou bien plus séparés chez celles qui sont aussi frugivores (Hérisson). Chez les Lémuriens, ils sont assez rapprochés les uns des autres; enfin, dans les Singes, ils sont nombreux et très dispersés, comme chez l'Homme. Il semble donc qu'il existe un rapport entre la disposition des ganglions mésentériques et celle du canal intestinal, et qu'ils paraissent, en général, plus dispersés chez les animaux qui ont des intestins gros et longs (herbivores), que chez les carnassiers dont les intestins sont plus courts (t. VI, p. 64 et 65).

Les ganglions de la racine des membres et du cou sont, chez les Mammifères, moins nombreux, plus gros et plus ramassés que dans l'Homme (**Cuvier**, 12, p. 52).

Il importe aussi de citer, dans l'énumération des glandes lymphatiques, des organes sur lesquels l'attention a été attirée depuis peu d'années : ce sont les *glandes hémolymphatiques* (**Robertson**). On a réuni sous ce nom une série d'organes dont les uns avaient déjà été distingués par **Leydig** (16), qui les considérait comme des ganglions lymphatiques particuliers, de couleur rouge sang, et dont les autres sont de petits organes découverts chez l'Homme, en 1884, par **Gibbes** (27), retrouvés en 1890 par **Robertson** (32), qui leur donna le nom sous lequel ils sont connus, et étudiés depuis par **Clarkson** (34, 40), **Sw. Vincent** et **Harrison** (44), **Drummond** (46), **Egidio Morandi** et **Pietro Sisto** (47) et par **Warthin** (50). Ces derniers organes consistent en de petits corps sphériques plongés dans la graisse prévertébrale de la cavité abdominale, au voisinage des gros vaisseaux (veine cave, aorte abdominale, iliaques primitives)

ou dans l'atmosphère adipeuse et autour des vaisseaux du rein. On peut les trouver aussi dans le médiastin, auprès de la racine du poumon, et dans la région cervicale antérieure, au voisinage de la thyroïde. Ils sont de couleur rougeâtre et ressemblent soit à de petits caillots sanguins, soit à de petites poches remplies de sang. Ils sont constitués par une mince capsule, au-dessous de laquelle se trouve un grand sinus sanguin périphérique, communiquant, par de nombreux sinus rayonnants anastomosés entre eux, avec un sinus central de même nature. Tous ces sinus renferment du sang et sont cloisonnés, plus ou moins complètement, par un réticulum grossier, qui peut parfois manquer dans les sinus centraux. Entre ces sinus, et les séparant les uns des autres, existe du tissu lymphoïde sous forme de cordons ou d'îlots dont l'ensemble est plus ou moins considérable suivant les cas, de telle façon que certaines glandes hémolymphatiques renferment presque autant de tissu adénoïde qu'un ganglion ordinaire, tandis que d'autres consistent surtout en un groupe de sinus sanguins séparés çà et là par de petites îles de tissu lymphoïde.

La distribution de ces organes chez les Vertébrés a été étudiée par **Swale Vincent** et **Harrison** (44), qui les ont signalés dans un certain nombre de Mammifères (mais pas chez tous), et chez quelques Oiseaux (Poulet et Dindon), où leur nombre et leur importance sont toutefois fort réduits. Ils ont indiqué aussi leur présence chez quelques Téléostéens, dans lesquels ils seraient représentés par une partie du rein céphalique (*Cyclopterus lumpus*).

Quelle est la nature de ces organes, et quels sont leurs rapports avec le système lymphatique? Pour la majeure partie d'entre eux, il n'y a aucun doute. Ce sont des organes lymphoïdes placés sur le trajet du sang et non pas sur celui de la lymphe; ce sont, pour ainsi dire, de petites rates. Beaucoup de soi-disant rates accessoires appartiennent à ce type de glandes (**Warthin**, p. 70); et **Weidenreich** (52), dans un travail récent (p. 204), considère aussi les glandes hémolymphatiques et la rate comme « extraordinairement voisines ». Elles n'ont donc rien de commun avec les ganglions lymphatiques vrais. Il

existe cependant des formes qui semblent établir une transition entre les glandes hémolymphatiques et les ganglions : tels sont les cas dans lesquels on a signalé la présence à la fois de sinus sanguins et de sinus lymphatiques dans une même glande. Certains auteurs même (**E. Morandi** et **P. Sisto**) semblent considérer ces glandes comme de simples variétés des ganglions lymphatiques, ainsi que l'indique le titre de leur travail. **Swale Vincent** et **Harrison** pensent qu'elles peuvent se développer aux dépens des ganglions lymphatiques et **Warthin** admet aussi des formes de transition entre elles et ces derniers. Mais **Drummond** les range résolument en dehors des ganglions lymphatiques et les considère comme des formations *sui generis* et non comme des modifications locales des ganglions (p. 211). Il se base pour cela sur leur distribution, qui ne correspond pas à celle des ganglions lymphatiques, sur le fait qu'elles sont moins généralement répandues que ces derniers, et sur ce que le développement permet de les distinguer de bonne heure, en même temps que les ganglions lymphatiques, dont il ne peut être par conséquent question de les faire dériver.

La structure de ces corps exige évidemment de nouvelles recherches. Mais, en s'appuyant à la fois sur les nouvelles données de **Drummond** et sur ce fait que **Warthin** considère l'absence de lymphatiques afférents comme caractéristique des glandes hémolymphatiques, on peut déjà dire que ces dernières, sauf peut-être quelques rares formes de transition, qu'il s'agirait d'ailleurs d'étudier plus amplement, n'ont rien à faire avec les organes lymphoïdes que nous considérons ici, c'est-à-dire ceux qui sont placés sur le courant de la lymphe.

Si l'on envisage exclusivement ces derniers, soit dans les parties périphériques (glandes lymphatiques intraviscérales), soit dans les parties centrales du système (ganglions lymphatiques), on voit qu'il se fait un développement graduel de ces appareils parmi les Vertébrés jusqu'à l'Homme, qui en est le plus richement pourvu. On comprend, dès lors, l'intérêt qu'il y avait à étudier chez les Oiseaux la structure des ganglions lymphatiques, qui, en dehors de l'exemple unique offert par le

Crocodile, sont bien véritablement les premiers représentants de ces organes chez les Amniotes.

Pourtant, dans ce travail, je ne me suis pas proposé d'étudier les ganglions lymphatiques des Oiseaux, c'est-à-dire d'un nombre d'espèces de cette classe assez grand pour donner des résultats susceptibles d'une généralisation légitime. Mon but a été plus modeste, et j'ai voulu tout d'abord étudier, aussi complètement que je l'ai pu, la structure des ganglions lymphatiques d'une seule espèce, l'Oie domestique, pour établir une base solide à des recherches ultérieures. Le choix de l'objet d'étude que j'ai employé m'était indiqué par l'exemple des premiers investigateurs qui se sont occupés du système lymphatique des Oiseaux. **Hewson** et **Monro** ont effectivement décrit ce système chez l'Oie domestique, et, du reste, la nature des choses impose en quelque sorte ce choix. L'étude du système lymphatique des Oiseaux, surtout chez les espèces de petite taille, présente de grandes difficultés; on s'en convaincra aisément si l'on songe que **Magendie** n'avait pu parvenir à apercevoir des lymphatiques que dans le cou du Cygne et de l'Oie. Or, j'ai toujours fait précéder la recherche des ganglions par celle de leurs lymphatiques afférents. De cette manière, on évite toute méprise et l'on n'est pas exposé à prendre pour un ganglion tout autre chose, par exemple un lobule isolé du thymus, lequel, chez nombre d'Oiseaux, est segmenté en plusieurs petites masses distinctes. Mais il fallait s'adresser à des espèces chez lesquelles la recherche des lymphatiques du cou ne fût pas trop difficile, et l'Oie se trouve précisément dans ce cas. Guidé par ces vaisseaux, j'arrivais facilement sur les ganglions, qui étaient alors traités par divers procédés de fixation et par un certain nombre de méthodes anatomiques (injection des vaisseaux lymphatiques, des vaisseaux sanguins, etc.) propres à bien mettre en évidence leur structure [1].

1. Ce travail a été fait sous l'inspiration et sous la direction constante de M. le prof. **Vialleton**, auquel je suis heureux d'exprimer ici toute ma gratitude.

I. — Historique.

D'après **H. Milne Edwards** (15), ce fut **J. Hunter** qui découvrit les ganglions du cou des Oiseaux et en déposa, au musée qui porte son nom, des préparations faites chez la Cigogne et chez la Poule. La date de cette découverte n'est pas donnée d'une manière précise, mais **Hewson**, qui y fait allusion dans son travail sur le système lymphatique de Oiseaux, daté de 1768, la fait remonter à plusieurs années avant cette époque.

Hewson (1) a donné, le premier, des ganglions lymphatiques, des dessins déjà très précis. L'un d'eux, exécuté simplement au trait et sans ombres, représente parfaitement les connexions et la forme des ganglions lymphatiques, surtout pour celui du côté droit. On voit ce dernier, placé un peu en dedans de la veine jugulaire, recevoir par son pôle supérieur un lymphatique afférent, tandis qu'un efférent le quitte à son pôle inférieur. Quant à sa forme, elle est à peu près celle d'un fuseau placé sur le trajet du lymphatique, dont il ne semble être, en somme, qu'un simple renflement. Le texte de **Hewson** est aussi précis que sa figure, et l'auteur a bien soin de faire remarquer, page 221, qu'il n'y a de glandes lymphatiques visibles ni sur le cours des lactés, ni sur celui des lymphatiques de l'abdomen, ni même au voisinage des canaux thoraciques.

A. Monro (2) décrit les ganglions lymphatiques de la même manière que **Hewson**, et, dans le seul ouvrage de lui dont j'ai pu prendre connaissance, ouvrage postérieur à celui de **Hewson**, il s'exprime dans des termes à peu près identiques à ceux dont **Hewson** lui-même s'était servi.

Tiedemann (2) décrit dans l'Oie, le Canard et d'autres Oiseaux aquatiques, plusieurs glandes lymphatiques sous la peau de la partie inférieure du cou. Dans l'Oie, il en compte cinq de chaque côté du cou, se présentant sous la forme de petits lobes distincts, réunis entre eux par du tissu conjonctif lâche. Il est clair, d'après cette description, que **Tiedemann** a pris pour des ganglions lymphatiques des lobes du thymus ; en effet, les gan-

glions ne se trouvent pas sous la peau du cou, mais beaucoup plus profondément, et la description donnée ensuite par **Ecker** du thymus des Oiseaux répond tout à fait à ce qu'a vu **Tiedemann.** L'erreur de cet auteur a certainement eu une grande influence sur les descriptions ultérieures, qui ont signalé les ganglions lymphatiques comme placés le long du col.

A propos de recherches sur l'absorption par les veines, **Magendie** (4) examina les lymphatiques des Oiseaux et retrouva, chez l'Oie et chez le Cygne, les mêmes ganglions qu'avaient décrits **Hewson** et **Monro.** Mais, moins heureux que ces derniers auteurs, il ne put parvenir à retrouver les branches viscérales de ce système, déjà signalées par eux, et il formula même cette singulière conclusion : que les lymphatiques existaient seulement au cou chez les Oiseaux et, en particulier, chez l'Oie et chez le Cygne, alors qu'on n'en trouve aucune trace chez le Canard qui, cependant, présente tant d'analogie avec ces deux Oiseaux (*loc. cit.*, p. 54).

Lauth (5) reprit la question peu d'années après. Il a fait porter son étude sur le Dindon, la Poule, le Héron, la Cigogne, le Goéland gris, l'Oie sauvage et domestique, le Canard; mais tous ses dessins et son texte se rapportent à l'Oie, dont il a donné des figures qui sont, en quelque sorte, demeurées classiques. Pour ce qui a trait aux ganglions, il décrit ceux déjà représentés par **Hewson**; mais il parle aussi, un peu dubitativement, du reste, d'autres ganglions qui se trouveraient dans le thorax. Voici, en effet, la manière dont il s'exprime : Une différence entre le système lymphatique des Oiseaux et celui de l'Homme consiste... « dans le défaut de glandes lymphatiques, à l'exception de quelques glandes situées à la partie supérieure de la poitrine, formées par les lymphatiques du cou et quelquefois par ceux des ailes » (p. 387). Dans toutes les autres parties du corps, « les glandes lymphatiques sont remplacées par des plexus considérables qui présentent, aux endroits de réunion et de division des vaisseaux qui les constituent, des dilatations qui sont évidemment les analogues des prétendues cellules des glandes lymphatiques » (p. 388). Or, un peu plus loin, à propos du tronc principal des lymphatiques de l'aile, il

dit que ce tronc forme « *quelquefois* » une petite glande lymphatique (p. 394), tandis qu'à l'explication des figures il s'exprime d'une façon un peu différente, parlant « d'une glande lymphatique placée sur le poumon, traversée quelquefois par les lymphatiques des ailes ». (Explication de la fig. 2, pl. XXV, lettre *i*.) Rapprochées l'une de l'autre, ces deux phrases montrent clairement que **Lauth** n'était pas très bien fixé sur ce point. Il ne peut pas y avoir de ganglions en dehors du trajet d'un vaisseau lymphatique, et alors, que doit-on penser d'une glande traversée quelquefois par ces vaisseaux? Peut être **Lauth** a-t-il pris pour un ganglion une distension exagérée du tronc lymphatique par le mercure? Peut-être aussi, après avoir injecté à part les lymphatiques de l'aile, a-t-il vu auprès d'eux, reposant sur le poumon, le ganglion des lymphatiques du cou, qui occupe effectivement cette place, et n'ayant pas injecté les lymphatiques qui s'y rendaient, l'a-t-il méconnu? Ce fait expliquerait bien la phrase : « traversée quelquefois par les lymphatiques de l'aile. » Quoi qu'il en soit, il en est résulté un certain vague dans la localisation des ganglions lymphatiques des Oiseaux, et nous en trouverons la trace dans la manière dont s'expriment à leur sujet les classiques, qui n'ont guère parlé d'eux que d'après **Lauth**.

Pour la structure de ces organes, **Lauth** dit qu'ils offrent, en général, la même que les glandes lymphatiques de l'Homme, mais qu'ils sont cependant d'une consistance un peu plus molle.

L'année suivante, **Lippi** (6), sans en faire mention dans le texte, représente chez l'Oie (pl. VII, fig. 3) deux glandules lymphatiques qui ont absolument la forme de ganglions, et dans lesquelles se rendent des vaisseaux chylifères. Mais son mémoire, resté célèbre par les nombreuses erreurs qu'il renferme, a été assez sévèrement jugé pour qu'il ne soit pas besoin d'insister davantage sur l'invraisemblance d'une disposition que ni **Lauth**, ni personne, n'avait vue avant lui et qui n'a pas été retrouvée depuis.

Panizza (7) a figuré dans ses planches seulement la partie abdominale du système lymphatique; il n'a pas représenté le thorax, la tête et le cou. Il ne fait pas mention du travail de

Lauth qu'il ne semble pas avoir connu, comme le témoigne sa description du système lymphatique de la partie antérieure de l'animal, qui diffère si profondément de celle de l'auteur français.

Panizza représente chez l'Oie, le long de l'aorte abdominale, au point où la fémorale profonde se détache de cette dernière, deux petits renflements fusiformes, paraissant constitués par des plexus très serrés de lymphatiques (pl. IX, fig. 1, 31, et pl. X, fig. 2, 13) et qu'il considère comme des glandes lymphatiques.

Il décrit exactement les vaisseaux lymphatiques satellites de la veine jugulaire qui, après avoir passé sous la fourchette, « entrent dans le thorax et là, au milieu des vaisseaux sanguins de la région et au-dessus d'eux, constamment divisés, réunis, divisés de nouveau, forment divers plexus ressemblant à autant de petites glandes ». Ces derniers mots s'appliquent probablement aux ganglions de **Lauth**, placés sur ces vaisseaux et qu'il n'a pas signalés autrement. Comme **Tiedemann**, il a pris pour les ganglions du cou les lobes du thymus; voici du reste ce qu'il dit à ce sujet : « Les lymphatiques des téguments du cou et des autres parties de cette région, comme ceux dérivant des cinq ou six glandes qui se trouvent de chaque côté de la partie inférieure du cou, suivent le trajet des veines cutanées et vont s'unir, à la partie inférieure du cou, aux troncs qui suivent les veines jugulaires.

« A l'exception de ces douze glandes lymphatiques de la base du cou et des deux placées sur les côtés de l'aorte abdominale, je n'ai jamais trouvé dans le corps de l'Oie d'autres glandes dans lesquelles pénètrent les vaisseaux lymphatiques. » Il ajoute qu'il a trouvé la même chose chez le Canard, le Cormoran, le Héron, le Faucon et le Vautour.

Fohmann (9), en 1832, décrivit, chez l'Oie, comme des rudiments de glandes lymphatiques, de petites vésicules ou dilatations qui font communiquer certains rameaux lymphatiques du bassin avec les veines hypogastriques. Mais ces vésicules correspondent à des cœurs lymphatiques, ainsi que cela fut ultérieurement démontré[1].

1. Je n'ai pu me procurer l'ouvrage de **Fohmann** et cette citation est faite d'après **L. Sala** (48).

Carus (11) rapporte qu' « il n'y a ni glandes dans le bas-ventre, ni canal thoracique; le cou est la seule partie où l'on trouve des glandes et partout ailleurs elles sont remplacées par des plexus ».

Dans un mémoire sur l'*Aptenodytes Pataconica*, **Reid** (10), après avoir longuement décrit le système osseux et le système musculaire, consacre quelques pages aux autres appareils et s'exprime ainsi au sujet du système lymphatique : « Le système absorbant est plus parfait que dans la plupart des Oiseaux. Des canaux thoraciques, le gauche est le plus large. Il y a une glande fémorale et deux axillaires, et, en outre, une paire de glandes bronchiales de plus que chez le Goéland; les glandes coccygéales ont deux pouces et trois lignes de long, neuf lignes de large. » Les recherches de **Reid** ont été pratiquées sur un exemplaire unique, un oiseau mâle, provenant des îles Falkland, et qui avait été conservé longtemps dans le rhum.

Cuvier (12), un peu plus tard, signale la présence des ganglions lymphatiques chez les Oiseaux, sans toutefois préciser nettement leur situation. « On ne les rencontre guère, dit-il, que le long du col. »

Milne Edwards (15), qui donne une bibliographie très détaillée et résume les principaux travaux dans les notes annexées au texte, se contente de dire que, chez les Oiseaux, « ces corps sont toujours en très petit nombre et peu développés » (p. 488).

Pour **Leydig** (16), les ganglions lymphatiques « manquent déjà chez les Oiseaux au mésentère, et on ne les rencontre, pour ainsi dire, qu'à la portion antérieure et inférieure du cou ».

Dans son Anatomie des Vertébrés, **Richard Owen** (17) s'exprime de la manière suivante : « Les glandes lymphatiques ou ganglions sont peu nombreux chez les Oiseaux. Les plus constants et les plus remarquables sont ceux de la partie antérieure de la poitrine ou de la racine du cou. On en a vu un petit dans l'aisselle et dans l'aine d'un Oiseau de mer (*Aptenodytes*). Dans les autres parties du corps, les glandes absorbantes sont remplacées par des plexus de vaisseaux lymphatiques entourant les principaux vaisseaux sanguins. »

Chauveau et **Arloing** (19) disent que, chez les Oiseaux, les

ganglions lymphatiques sont peu nombreux « et ne se rencontrent guère qu'à la région cervicale ».

Dans son Manuel d'Anatomie comparée, **Gegenbaur** (21) répète, sur les ganglions lymphatiques, les données classiques. Après avoir cité l'unique ganglion du Crocodile, il ajoute : « Ils ne paraissent aussi chez les Oiseaux que dans des limites fort restreintes (le cou) » (p. 815).

Th. Huxley (22) signale tout simplement la présence de « quelques glandes (ganglions) dans la région cervicale » chez les Oiseaux.

Quant à **Balfour** (28), il se contente de mentionner que « ce n'est que chez les Oiseaux et les Mammifères, et particulièrement chez ces derniers, que les glandes lymphatiques constituent des organes définis ».

Dans un travail, publié par **His** à l'aide de notes laissées par **A. Budge** (29), sur le développement du système lymphatique du Poulet, il existe bien un paragraphe dont le titre est le suivant : « Développement des glandes et des vaisseaux lymphatiques », mais il n'y est question que de tissu adénoïde et nullement de ganglions véritables.

Wiedersheim (33) écrit que les ganglions lymphatiques « apparaissent pour la première fois chez les Oiseaux ».

Dans son paragraphe consacré aux ganglions lymphatiques, **Hans Gadow** (35) adopte pleinement l'opinion de **Lauth**, c'est-à-dire qu'il nie la présence de ces ganglions, à l'exception de quelques-uns dans la partie supérieure de la poitrine et quelquefois sur le tronc lymphatique des ailes (p. 814) ; mais, dans le dessin (fig. 4, pl. LIII) qu'il a composé en partie d'après **Lauth**, il a fait une singulière confusion. Représentant, sur le trajet du tronc lymphatique du cou à sa base, un plexus sans aucun doute imité de celui figuré par **Lauth**, il a placé ce plexus non pas dans le ganglion, comme **Lauth** l'avait fait, mais autour de la thyroïde, avec laquelle il entrerait en connexion intime, ainsi qu'il est dit dans le texte (p. 812).

C'est là, au moins en ce qui concerne l'Oie, une erreur qu'il importe de relever. La glande thyroïde, chez cet animal, n'est pas du tout placée sur le trajet des lymphatiques, mais bien en

dedans de leur tronc, et à une certaine distance de ce dernier. Un vaisseau lymphatique en part, qui va se jeter dans le tronc commun, mais c'est là une branche tout à fait distincte de ce tronc, et consacrée exclusivement au service de la thyroïde.

Vogt et **Yung** (39), en décrivant le Pigeon dans leur Anatomie comparée, ne font aucune allusion (p. 831) à la présence, chez cet animal, de ganglions lymphatiques. Dans le petit texte consécutif à cette description et donnant quelques généralités sur l'anatomie comparée des Oiseaux, ils ne parlent pas non plus de véritables ganglions lymphatiques, mais ils ajoutent cette phrase qui pourrait prêter à confusion : « Des glandes lymphatiques sont abondantes sur le parcours du tube intestinal » (p. 840). Il s'agit évidemment des follicules clos.

Bien que les glandes hémolymphatiques soient très différentes des ganglions, j'indiquerai ici ce que l'on connaît de leur distribution chez les Oiseaux, afin de grouper, dans cet Historique, ce qui a trait aux glandes lymphatiques libres chez ces animaux. **Swale Vincent** et **Harrison** (44) ont décrit dans la cavité abdominale du Coq, à la partie postérieure du sternum, et enfoui dans le tissu adipeux de cette région, un petit corps sphérique, rouge noirâtre, ayant environ 1 millimètre de diamètre, qu'ils considèrent comme une glande hémolymphatique. Ils en trouvèrent d'autres semblables dans la graisse péristomacale et audessous du rectum ; le plus volumineux avait un diamètre d'environ 1 millimètre et demi. Du reste, ces glandes ne se rencontrent pas toujours chez le Poulet. Elles sont constituées comme chez les Mammifères, mais l'opposition entre les sinus sanguins et les organes lymphoïdes est moins frappante que chez ces derniers, à cause du noyau des hématies, qui, dans les coupes, se colore comme le noyau des leucocytes. Ils ont signalé la présence de pareils organes chez le Dindon. Chez l'Oie, ils n'ont pas trouvé de corps répondant absolument aux glandes hémolymphatiques, mais il existait dans l'épiploon gastro-splénique un petit corps qui leur ressemblait. Toutefois l'étude histologique a montré qu'il s'agissait là d'une véritable petite rate accessoire. Ils n'ont jamais pu trouver de glandes hémolymphatiques chez le Canard, le Pigeon, ni le Perroquet (p. 183), et leur

conclusion est que, bien qu'elles existent chez les Oiseaux, ces glandes sont si peu nombreuses, si petites et si inconstantes dans leur présence qu'on ne peut leur accorder une fonction importante.

On voit donc, par l'exposé qui précède, que les données sur l'existence de ganglions lymphatiques et sur leur situation, chez les Oiseaux, n'ont fait aucun progrès depuis **Lauth** et **Panizza**, et qu'elles ont même perdu un peu de leur précision en passant par les différents classiques que j'ai cités. Peut-être cela explique-t-il qu'on se soit peu occupé jusqu'ici de la structure de ces organes et comment il se fait qu'il n'existe pas, du moins à ma connaissance, de description histologique de leur structure.

Nous avons publié récemment, M. **Vialleton** et moi (53), une note à l'Académie des Sciences, dans laquelle cette structure est brièvement résumée.

II

Pour trouver les ganglions lymphatiques, il est bon de se guider sur les vaisseaux qui y aboutissent. Les anciens auteurs, immédiatement après avoir tué l'Oiseau (ordinairement par la section des carotides à la partie supérieure du cou), serraient, à l'aide de ligatures, la base du cou et des membres; ils attendaient quelque temps et, à l'ouverture de l'animal, trouvaient sans peine les vaisseaux distendus par la lymphe. Si ce procédé est utile, il n'est point indispensable, au moins lorsqu'on étudie l'Oie, chez laquelle les vaisseaux lymphatiques du cou sont toujours assez aisément visibles le long de la veine jugulaire, à laquelle ils forment deux conduits satellites sur la plus grande partie de son étendue. Ces deux conduits arrivent à la base du cou et se réunissent alors en un tronc unique, qui devient l'afférent du ganglion du même côté.

Très désireux de m'assurer que l'organe que je recherchais était bien placé sur le trajet d'un lymphatique, j'ai toujours préparé l'animal de façon à avoir sous les yeux à la fois le cou et le thorax ouverts pour montrer toute la région intéressée.

Voici, d'ailleurs, la manière dont il faut procéder pour faire cette préparation : l'animal est tué par une section des vaisseaux du cou faite aussi près que possible de la tête, et on enlève immédiatement les plumes de la poitrine et de la base du cou. Par une incision en T, faite le long du bréchet et en suivant la clavicule de chaque côté, on arrive sur les muscles de l'aile, que l'on détache du plastron sternal. Il faut user de précautions, pendant ce temps opératoire, lorsqu'on détache les muscles le long de la clavicule et surtout au voisinage de l'articulation scapulo-humérale, car on doit éviter de blesser les gros vaisseaux de l'aile. Cela fait, on enlève le plastron sternal en sectionnant les côtes, puis l'os coracoïde, et en détachant avec soin les différentes lames fibreuses qui viennent s'insérer à la face viscérale du sternum. On laisse en place la fourchette qui, débarrassée des masses musculaires, ne gêne nullement et peut d'ailleurs servir de point de repère pour marquer la limite du cou et du thorax. La peau du cou est ensuite fendue sur la ligne médiane, on la rabat de chaque côté avec précaution et l'on a sous les yeux toute la région dans laquelle sont situés les organes recherchés. La saignée préalable a eu l'avantage précieux de vider à peu près les vaisseaux et d'éviter des épanchements sanguins, qui eussent augmenté les difficultés de l'observation.

L'animal étant ainsi préparé, le plus sûr moyen de trouver les ganglions lymphatiques, qui ne sautent point aux yeux de prime abord, loin de là, c'est de pousser une injection dans les vaisseaux lymphatiques du cou et de la suivre soigneusement. Une masse à injection très pratique consiste dans la solution aqueuse de bleu de Prusse, additionnée d'une quantité de gélatine variable, suivant les saisons, de 2 à 7 p. 100.

Pour pratiquer cette injection, on cherche l'un des lymphatiques satellites de la veine jugulaire. A plusieurs centimètres au moins en avant du thorax, on le ponctionne à l'aide du trocart d'une seringue de Pravaz chargée de la masse gélatinisée et l'on pousse l'injection. Il importe de ponctionner le lymphatique assez loin du thorax, comme je l'ai dit, afin d'avoir devant soi une longueur du vaisseau suffisante pour permettre

de renouveler plusieurs fois la piqûre, au cas où l'on ne réussirait pas du premier coup à placer l'aiguille de la seringue dans la lumière du lymphatique. A peine l'injection est-elle poussée qu'on la voit gagner rapidement la base du cou, en même temps qu'il se produit une petite dilatation fusiforme, placée sur le trajet du lymphatique, à peu près au niveau du tronc artériel brachio-céphalique correspondant. Simultanément, l'injection passe dans le lymphatique efférent et arrive dans la veine jugulaire, qu'elle remplit. Si l'on a opéré du côté gauche, il peut même arriver de voir l'injection passer dans le conduit thoracique de ce côté et se répandre à une distance plus ou moins grande vers l'abdomen, progressant ainsi en sens inverse du courant habituel de la lymphe.

Ce fait n'a rien d'étonnant, car les gros troncs lymphatiques des Oiseaux manquent le plus souvent de valvules. **Hewson** (1, p. 219) avait déjà observé que des injections en sens contraire peuvent se faire chez ces animaux, et **Lauth** (5, p. 404) signale aussi la même particularité. J'ai moi-même injecté dans les lymphatiques du cou de la gélatine colorée, en allant de la base du cou vers la tête, et j'ai pu remplir ces vaisseaux sur une longueur de 10 centimètres sans être arrêté par une seule valvule.

Lorsque la gélatine a été solidifiée par le refroidissement, on peut détacher les veines, les lymphatiques et le ganglion, en conservant leurs rapports, et faire ainsi une préparation d'ensemble que l'on monte dans le baume.

Sur un animal préparé comme il a été dit, on peut pousser dans les vaisseaux lymphatiques des liquides fixateurs, tels que le mélange picro-osmio-argentique de Renaut ou le nitrate d'argent. Il est non moins utile de faire la même préparation lorsqu'on veut simplement recueillir le ganglion lymphatique pour l'immerger en entier et sans injection préalable, dans un liquide fixateur. De cette manière, on est toujours parfaitement sûr de trouver le ganglion en suivant les lymphatiques, et l'on évite toute méprise fâcheuse.

D'après ces préparations d'ensemble, je donnerai, sur la situation et sur les rapports des ganglions, quelques détails

dont la connaissance est indispensable à ceux qui voudraient rechercher ces organes; ils sont, d'ailleurs, justifiés par le peu de précision de la plupart des descriptions classiques.

Chez l'Oie, il existe une certaine asymétrie dans la situation de quelques-uns des organes de la base du cou, c'est-à-dire de la thyroïde et des ganglions lymphatiques. Ces organes sont plus élevés, c'est-à-dire plus rapprochés de la tête, du côté gauche que du côté droit. A gauche, le sommet du ganglion est situé à 5 centimètres à peu près en arrière de l'articulation coraco-scapulaire, tandis qu'il en est environ à 6 centimètres du côté droit. Quant à la thyroïde, accompagnée de la thyroïde accessoire qui forme un petit nodule distinct, placé en dessous du bord inférieur de la glande principale, elle se trouve aussi plus élevée à gauche qu'à droite, et c'est pour elle surtout qu'est frappante l'asymétrie signalée ci-dessus.

Les rapports des deux ganglions sont un peu différents. Celui de droite, se présentant sous la forme d'un fuseau aplati, de couleur rouge orangé, est placé en dedans de la jugulaire, dont son extrémité supérieure s'écarte d'une distance de 1 ou 2 millimètres, tandis que son extrémité inférieure va jusqu'à la toucher. Le nerf pneumogastrique est placé en dedans du ganglion, et ce dernier est recouvert par le gros tronc artériel brachio-céphalique droit. A gauche, le ganglion est situé plus près de la jugulaire, en partie cachée par celle-ci, et son bord supérieur dépasse du côté du cou le tronc artériel brachio-céphalique gauche.

Les deux ganglions reposent sur le poumon, dont ils sont séparés par des lames de tissu fibreux appartenant au diaphragme pulmonaire et ils sont recouverts sur la face ventrale par la paroi dorsale du grand sac aérien thoracique (voy. pour plus de détails, p. 62). Ils sont placés à peu près au niveau des deux premières côtes, c'est-à-dire sur la face ventrale du poumon à une certaine distance du sommet de cet organe. Il faut donc avoir bien présente à l'esprit cette idée que, si les ganglions lymphatiques en question peuvent être considérés comme appartenant au cou, puisqu'ils sont annexés aux vaisseaux ymphatiques de cette région du corps, il n'en est pas moins

vrai qu'ils sont placés dans la poitrine. Ainsi s'expliquent les descriptions un peu vagues des auteurs, qui parlent tantôt de ganglions placés le long du col, tantôt de ganglions situés dans la poitrine ; ce sont les mêmes organes que l'on rattache à l'une ou à l'autre de ces régions, suivant que l'on se base, pour les classer, soit sur la nature des vaisseaux sur lesquels

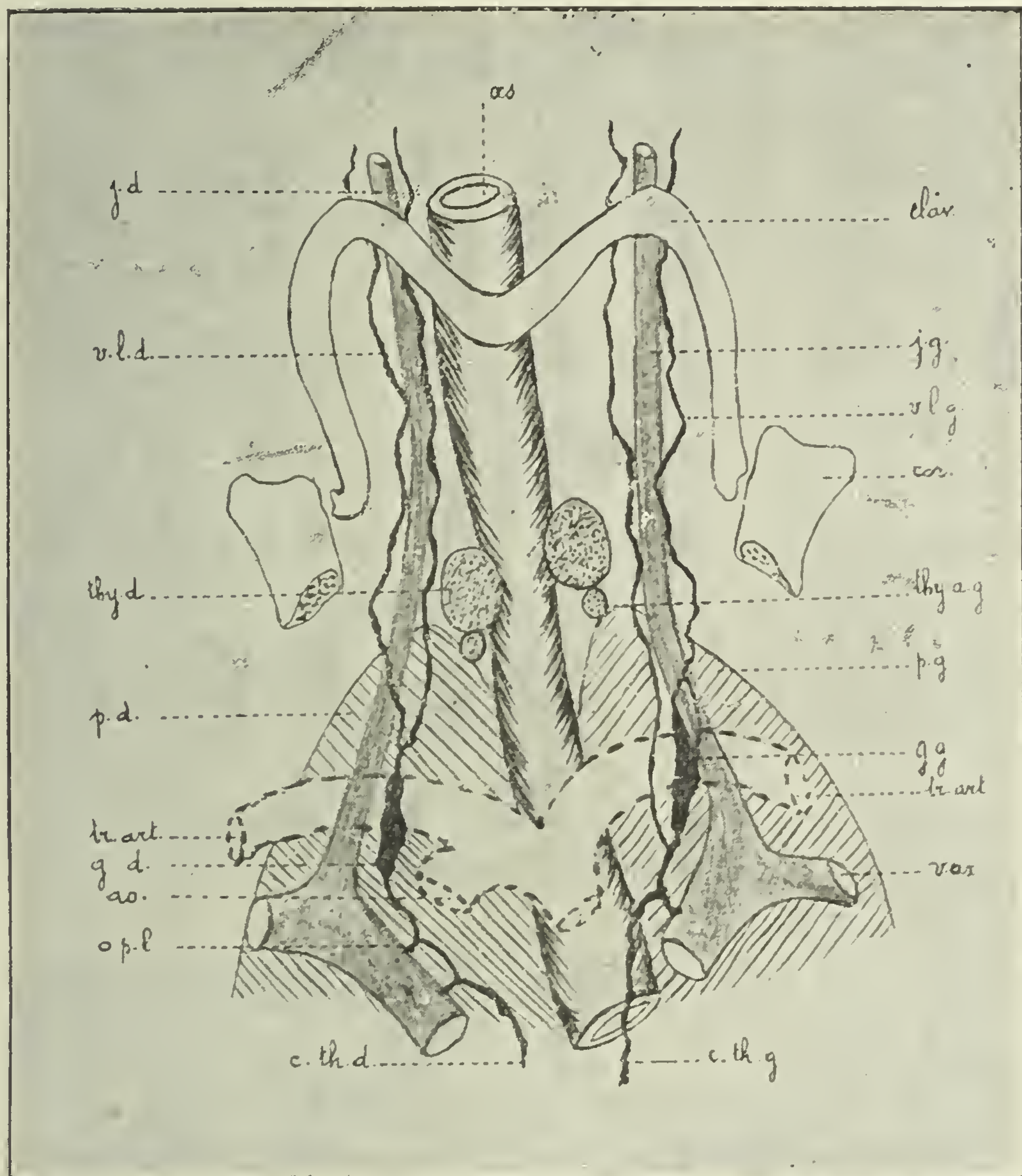


Fig. 1. — Ganglions lymphatiques de l'Oie. — *ao.* Aorte. — *c. th. d.* Canal thoracique droit. — *c. th. g.* Canal thoracique gauche. — *clav.* Clavicule. — *cor.* Coracoïde. — *g. d.* Ganglion droit. — *g. g.* Ganglion gauche. — *j. d.* Jugulaire droite. — *j. g.* Jugulaire gauche. — *œs.* Œsophage. — *o. p. l.* Ouverture propre du lymphatique droit dansla jugulaire. — *p. d.* Poumon droit. — *p. g.* Poumon gauche. — *thy. d.* Thyroïde droite. — *thy. a. g.* Thyroïde accessoire gauche. — *tr. art.* Troncs artériels. — *v. ax.* Veine axillaire. — *v. l. d.* Vaisseaux lymphatiques droits. — *v. l. g.* Vaisseaux lymphatiques gauches.

ils sont placés, et ces vaisseaux appartiennent incontestablement au cou, soit sur la situation topographique qu'ils occupent eux-mêmes, et dans ce cas on peut les rattacher au thorax. Sur les dix Oies que j'ai examinées, je n'ai pas trouvé d'autres ganglions dans la poitrine et, par conséquent, je suis porté à

croire que ce sont bien les seuls qu'on y puisse rencontrer. Ce qui a été dit dans l'Historique à propos des descriptions de **Lauth** (voy. p. 47), peut expliquer la confusion qui s'est produite sur ce sujet.

La manière dont se comporte le ganglion par rapport aux vaisseaux lymphatiques est loin d'être toujours la même. Souvent, il est placé sur le tronc commun résultant de la confluence des deux lymphatiques satellites de la jugulaire, et il affecte alors la forme d'un fuseau recevant par son sommet le lymphatique supérieur afférent, tandis que son pôle inférieur émet un seul efférent, qui ne tarde pas à se jeter dans la veine jugulaire.

D'autres fois, la réunion des deux lymphatiques satellites de la veine jugulaire ne s'opère pas en avant du ganglion, mais bien en dessous de lui; le ganglion est alors placé sur un seul de ces vaisseaux. D'autres fois enfin, le ganglion, qui reçoit un seul afférent constitué par le tronc commun des lymphatiques, émet deux ou plusieurs efférents, qui, partis de diverses hauteurs, ne tardent à se fusionner entre eux pour former un efférent unique, ou bien restent indépendants les uns des autres jusqu'à leur terminaison dans la jugulaire, dans laquelle chacun d'eux pénètre isolément.

Les deux ganglions sont parfois, en outre, un peu inégaux en volume; celui du côté gauche est, en général, plus gros et plus facile à apercevoir, parce qu'il dépasse en haut le tronc artériel brachio-céphalique; il est aussi plus étroitement accolé à la veine jugulaire, par laquelle il peut être partiellement recouvert. A l'état normal, ils ont tous deux une consistance molle, et ils paraissent comme de petits ovoïdes aplatis, présentant une teinte jaune orangé ou même rouge, suivant qu'ils contiennent une quantité de sang plus ou moins considérable. On trouve parfois le ganglion et la partie inférieure des vaisseaux lymphatiques du cou presque remplis de sang. Ce dernier a-t-il reflué des veines jugulaires dans le système lymphatique, les valvules lymphatico-veineuses étant devenues insuffisantes dans les mouvements violents de défense ou d'agonie de l'animal? ou bien est-il venu de la partie supérieure

du cou, où a été faite la saignée, absorbé par les lymphatiques béants de la plaie? Ces deux hypothèses sont possibles : la première parce que, vu l'absence de valvules sur le trajet des gros troncs et la perméabilité extrême des voies lymphatiques dans l'épaisseur du ganglion, on peut penser qu'une faible quantité de sang, après avoir franchi la valvule qui garnit l'embouchure du lymphatique dans la veine, s'est répandue par la partie inférieure du système lymphatique. En fait, dans le cas où la partie inférieure des lymphatiques et le ganglion contenaient du sang, la limite était si tranchée entre ce dernier et la lymphe placée dans le segment immédiatement supérieur du vaisseau, qu'il semblait tout naturel de penser que le sang avait repoussé au-devant de lui, sans s'y mélanger, la lymphe contenue dans les canaux. La seconde hypothèse est aussi très vraisemblable, et **Lauth** (51, p. 404) a fourni des observations qui l'appuient. Je signale simplement ces faits sans y insister davantage, parce qu'il n'entre pas dans mon sujet d'étudier en détail les questions qui se rattachent à la présence du sang dans les ganglions lymphatiques; pour ce qui a trait à la présence d'un liquide rouge dans les vaisseaux de ce système, on trouvera des données plus complètes dans les travaux de **Retterer** (49, p. 11).

Quoi qu'il en soit, ce qu'il est important de rappeler au sujet des ganglions, c'est la facilité avec laquelle ils sont traversés par une injection pratiquée dans leurs vaisseaux afférents, et c'est là un caractère fondamental qui les distingue des ganglions lymphatiques des Mammifères. Chez ces derniers, on peut bien, en ponctionnant un ganglion et en y poussant une matière suffisamment fluide comme le bleu de Prusse soluble, voir ressortir l'injection par les efférents de ce ganglion : ceux-ci, devenant afférents d'un autre, conduisent peu à peu l'injection dans ce dernier, que l'on peut ainsi parvenir à injecter totalement par ses afférents; mais c'est là une opération qui ne réussit pas toujours, et le passage de la substance injectée à travers le ganglion est d'une lenteur excessive. Ici, il n'en est pas de même, et à peine le liquide est-il parvenu dans le vaisseau lymphatique au-dessus du ganglion qu'on le voit se répandre

comme un trait dans toute la longueur du trajet lymphatique, passant au travers du ganglion qu'il gonfle et arrivant dans la veine jugulaire. La rapidité de ce passage dans le ganglion et dans la veine jugulaire est si considérable que l'on voit parfois la veine thyroïdienne, branche de la jugulaire, se remplir, en même temps que le ganglion se gonfle et se distend sous l'injection poussée par les vaisseaux lymphatiques.

Ainsi que nous le verrons ultérieurement, cette perméabilité du ganglion est parfaitement d'accord avec sa structure intime.

III

Pour étudier la structure des ganglions lymphatiques, il faut avoir recours à une série de méthodes diverses, que je vais indiquer brièvement.

Les injections dans les lymphatiques de masses à la gélatine colorées, employées pour rechercher les ganglions et s'assurer de leur véritable nature permettent aussi d'obtenir des préparations très instructives pour l'étude de leur structure. L'injection terminée, dès que la gélatine est prise, on détache soigneusement le ganglion et ses vaisseaux, on les porte dans le liquide de Müller, où ils doivent séjourner pendant plusieurs jours. Au bout d'une semaine environ, il est possible de faire des coupes soit sans inclusion préalable en se servant du microtome de Ranvier, soit après inclusion à la celloïdine. Les plus fines de ces coupes sont avantageusement colorées au picrocarminate et montées à la glycérine. Dans ces préparations, les voies lymphatiques distendues par la masse à la gélatine, se distinguent aisément et peuvent être suivies dans toute l'épaisseur de l'organe.

Un excellent moyen pour mettre en évidence les sinus du ganglion consiste dans l'injection par les lymphatiques afférents d'une solution aqueuse de nitrate d'argent à 1 p. 300, ou de liquide de Renaut (pour la préparation de ce dernier, voyez L. Vialleton, 45). On procède de la manière suivante : les lymphatiques étant ponctionnés à quelques centimètres en avant

du ganglion, on pousse l'injection, qui les remplit, gonfle le ganglion et passe dans la jugulaire. On maintient la pression pendant quelques minutes en continuant à pousser modérément le piston de la seringue, puis on détache le ganglion à l'aide de ciseaux fins, sans exercer sur lui de tiraillements ni de compression et on le porte dans l'alcool à 90°. Au bout de deux ou trois jours, pendant lesquels on a pris soin de renouveler une fois ou deux l'alcool dans lequel est conservée la pièce, on coupe celle-ci à main levée ou en s'aidant du petit microtome de Ranvier, sans inclusion préalable, ou, si l'on préfère, après un simple durcissement dans la gomme arabique et l'alcool. Il faut soigneusement éviter, en tout cas, d'inclure la pièce dans la paraffine, parce que le mode de fixation employé ne lui permet pas de supporter sans dommage cette inclusion. Les coupes ainsi obtenues sont montées dans le baume du Canada sans coloration préalable, ou bien après coloration à l'hématéine et à l'éosine.

Cette méthode, en débarrassant les voies lymphatiques ganglionnaires de leur contenu et en les fixant en quelque sorte déployées, permet de bien voir leur disposition. Elle montre aussi, très facilement, l'endothélium qui les tapisse.

J'ai fait aussi des injections intravasculaires pour mettre en évidence la distribution des vaisseaux sanguins dans le ganglion. Pour étudier le ganglion intact, avec le contenu de ses voies lymphatiques, il faut, après l'avoir enlevé avec précaution, le transporter dans un liquide fixateur. J'ai employé comme tels le liquide de Flemming, le liquide de Zenker et le liquide de Bouin. Après le traitement par ces différents réactifs la pièce était incluse à la paraffine et débitée en coupes minces. Le liquide de Zenker donne, pour les ganglions lymphatiques, d'excellents résultats. Le liquide de Flemming a le fâcheux inconvénient de coaguler par places le plasma contenu dans les voies lymphatiques et de fournir, par suite, des préparations moins nettes. Les coupes ont été colorées par diverses substances, par l'hématéine et l'éosine, par la safranine, le violet de gentiane et l'orange, et enfin par la méthode de Benda; elles permettent d'étudier, en plus de la structure de la substance propre, le contenu des sinus lymphatiques.

Les ganglions se composent d'une enveloppe mince ou capsule, à l'intérieur de laquelle est placée la substance propre. Au sein de cette dernière sont contenus les sinus ou voies lymphatiques. Il convient d'étudier successivement ces trois parties et de compléter cette description par celle des vaisseaux sanguins.

Capsule. — La capsule propre des ganglions est très mince; elle est formée par une couche de tissu fibreux infiltré de nombreux leucocytes et qui n'envoie jamais, dans l'intérieur de l'organe, aucun prolongement libre ni aucune cloison. Cette capsule est en rapport avec différents organes, c'est-à-dire avec la veine jugulaire, à la paroi de laquelle elle s'accole plus ou moins étroitement, selon le point du ganglion que l'on considère, avec le nerf pneumogastrique, et parfois aussi avec des lymphatiques. On rencontre cette dernière disposition lorsque les deux lymphatiques satellites de la jugulaire ne se réunissent pas en un tronc commun avant de pénétrer dans le ganglion; ce dernier est alors situé sur l'un de ces deux vaisseaux, tandis que l'autre le côtoie, simplement accolé à sa paroi externe.

Le ganglion lymphatique est séparé du poumon par une série de lames fibreuses qui appartiennent au diaphragme pulmonaire de Sappey. Du côté opposé au poumon, il est revêtu, sur une partie plus ou moins considérable de son étendue, par une lame fibreuse, limitée elle-même par un épithélium unistratifié, formé de cellules très aplaties sur les parties saillantes du ganglion et consistant au contraire en de petites cellules cubiques basses sur les bords de ce dernier. Cette lame fibro-épithéliale répond évidemment à la paroi dorsale du sac aérien thoracique. On voit, en effet, que cette paroi est en rapport, sur une certaine partie de son étendue, avec la portion renflée du ganglion, qui fait ainsi une saillie légère dans la cavité du sac aérien. Pour bien comprendre ces rapports des sacs aériens et du diaphragme, il est bon de se reporter à l'ouvrage de Sappey (13). Le ganglion est en quelque sorte aplati entre la face ventrale du poumon et la paroi dorsale du sac aérien thoracique; cette disposition explique bien pourquoi ce ganglion ne fait pas une saillie très nette dans la cavité thoracique, et pourquoi il

ne peut pas être facilement saisi entre les doigts, comme c'est le cas pour les ganglions ordinaires.

Dans la capsule pénètrent les vaisseaux sanguins artériels et veineux. L'artère est assez volumineuse : elle perfore la capsule et suit, à peu de distance en dessous de cette dernière, l'axe longitudinal du ganglion. Elle entraîne avec elle une petite quantité de tissu conjonctif, mais ce dernier reste limité autour d'elle et ne se répand point dans toute l'étendue du ganglion.

Au niveau des points où la capsule est en rapport avec des follicules ou même avec certains cordons lymphoïdes, on voit quelques fibres conjonctives se détacher de sa partie profonde pour pénétrer dans le tissu lymphoïde, à la charpente duquel elle se mêle bientôt. Ces fibres connectives établissent la continuité entre la substance propre et l'enveloppe et relient ainsi la charpente du tissu lymphoïde à la charpente extérieure de l'organe.

Substance propre. — La substance propre du ganglion est formée de deux parties constituées par du tissu adénoïde et qui sont : 1° des follicules; 2° des cordons lymphoïdes disposés entre les follicules et anastomosés entre eux. Ce sont là aussi les éléments de la substance propre des ganglions lymphatiques des Mammifères. Mais, tandis que, chez ces derniers, les follicules et les cordons sont placés chacun dans une région spéciale de l'organe, les follicules occupant la périphérie (substance corticale) et les cordons étant situés au centre (substance médullaire), il n'existe ici rien de pareil : cordons et follicules sont absolument mélangés et se trouvent aussi bien au centre que sur les bords d'une coupe intéressant la totalité d'un ganglion. C'est ainsi que, sur la fig. 1, pl. III, on peut voir des follicules centraux et d'autres immédiatement placés sous la capsule. Certains même sont adhérents à cette dernière, à laquelle ils semblent comme suspendus, et l'on peut voir un certain nombre de cordons lymphoïdes venir s'appliquer au-dessous de la capsule, en comblant l'intervalle compris entre deux follicules périphériques voisins. Il en résulte que l'aspect des coupes, au lieu de rappeler celui des ganglions lymphatiques, rappelle beaucoup plus celui de la rate, et, si l'on compare la fig. 1, pl. III,

avec les dessins classiques de ce dernier organe, on est frappé de l'étroite ressemblance qui existe entre eux. Mais il est bien évident qu'il ne s'agit là que d'une simple ressemblance architecturale. Si l'on entre dans l'étude détaillée de la constitution des parties, on voit que le ganglion diffère profondément de la rate par la structure de ses cordons et aussi par les rapports de ces derniers avec les cavités qui les entourent. Dans la rate, ces cavités sont remplies de sang veineux; dans le cas actuel, au contraire, elles sont remplies de lymphe.

Les follicules ont leur structure habituelle; ils renferment de nombreux lymphocytes et contiennent, par places, des centres de prolifération cellulaire indiquée par des figures de caryocinèse. Les cordons présentent la même structure que les follicules; mais comme, en raison de leur moindre grosseur, ils renferment proportionnellement plus de tissu de charpente que les follicules, ils se colorent parfois un peu différemment de ces derniers : dans les coupes colorées, par exemple à l'hématéine et à l'éosine après fixation par le liquide de Zenker, ils sont un peu plus roses, tandis que les follicules sont violets. Cela provient de ce que la substance connective des cordons, fournie soit par le tissu réticulé, soit par les vaisseaux qui les traversent, est relativement plus abondante que les lymphocytes, dont les noyaux, intensivement colorés en violet par l'hématéine, donnent aux follicules leur teinte tranchée. Rappelons qu'en dehors du tissu de charpente des follicules et des cordons, le ganglion ne contient pas d'autre tissu conjonctif, et notamment qu'il n'existe pas de lames ni de cloisons segmentant l'organe en un certain nombre de compartiments plus ou moins distincts. C'est assurément là une des raisons du passage rapide de la lymphe à travers ces organes.

Ainsi qu'on l'a déjà dit, la répartition des deux éléments de l'organe, follicules et cordons, est passablement homogène, c'est-à-dire que, sur une même coupe, on rencontre à la fois des follicules sectionnés à peu près suivant leur grand diamètre, tandis que, dans leurs intervalles, on trouve simplement des calottes de follicules ou des segments voisins de ces calottes. Par cette disposition s'établit une certaine régularité dans la

proportion des follicules et des cordons compris sur une même coupe. Toutefois, il n'est pas rare de rencontrer un groupe de trois ou quatre follicules coupés suivant leur plus grand diamètre et situés au contact les uns des autres, ainsi qu'on peut le voir sur la figure 1.

Ce groupement des follicules n'est cependant jamais assez marqué, ni assez prépondérant dans un point de l'organe pour y déterminer la formation de régions spéciales pouvant être décrites à part.

Sinus lymphatiques. — Il faut entendre, sous ce nom, les cavités qui existent sous la capsule, autour des follicules et dans l'intervalle des cordons. Toutes ces cavités communiquent entre elles et forment un système continu, ainsi qu'il est facile de le voir en étudiant sérialement des coupes injectées au bleu de Prusse à la gélatine, ou bien en examinant simultanément des coupes transversales et longitudinales de ganglions ainsi injectés. L'ensemble de ces sinus rappelle les cavités creusées dans le tissu d'une éponge, et la substance propre de l'organe qui les limite, peut être considérée comme un parenchyme spongieux. Sur les coupes transversales des pièces injectées à la gélatine il est facile de voir que ces sinus peuvent être distingués en deux catégories : les sinus périphériques et les sinus centraux. Les premiers sont placés immédiatement sous la capsule et l'on en voit quelques-uns dans la planche III, fig. 2; ils sont principalement longitudinaux. Sur les coupes transversales, ils ont la forme de cercles ou d'ovales dont le bord interne, c'est-à-dire tourné du côté du parenchyme, est interrompu çà et là, pour communiquer avec les sinus du centre de l'organe. Ces derniers, de forme plus irrégulière, se continuent à la manière de fentes entre les cordons ou tout autour des follicules; il est aisé de les voir dans les figures 2 et 3, et aussi dans la figure 1, où leur distribution autour des follicules est plus particulièrement indiquée. Quant à la forme de ces sinus, elle varie dans une assez large mesure, suivant le point où on les envisage; ils sont évidemment plus développés à la périphérie (fig. 2, pl. III); néanmoins, il existe, dans le centre des ganglions, des sinus largement ouverts (fig. 3).

Les sinus périphériques sont assez régulièrement circulaires sur les coupes transversales, les sinus centraux sont irréguliers, anfractueux, lobés, déchiquetés, suivant l'entrelacement des cordons qui les limitent; mais tous ces sinus, aussi bien périphériques que centraux, possèdent un caractère commun qui les différencie absolument des voies lymphatiques ganglionnaires des Mammifères. Ils ne sont, en effet, jamais cloisonnés par du tissu réticulé, ni par des lamelles ou des travées de tissu conjonctif. Ils sont toujours libres et creux, et leur contenu n'est jamais entravé dans sa marche par l'interposition sur son passage d'aucun réticulum. Cela se voit très suffisamment sur les figures 2 et 3 (pl. III), faites à un assez fort grossissement pour permettre de distinguer le réticulum s'il y en avait, et c'est encore plus net sur la figure 4, exécutée d'après une coupe très mince, à un fort grossissement (obj. 7, Nachet). Sur cette dernière coupe, on voit bien les sinus *s.s.*, renfermant par places des éléments cellulaires (leucocytes et hématies), et absolument libres de tout cloisonnement. C'est là un caractère très important, qui influe largement sur la fonction de ces organes, en ce sens qu'il permet à la lymphe un passage beaucoup plus rapide que dans les ganglions des Mammifères, où ces sinus sont très abondamment cloisonnés.

On a pu prendre une idée de ce passage facile de la lymphe, par la rapidité avec laquelle les injections traversent le ganglion, mais il en existe encore une autre preuve : c'est l'aspect des coupes faites après fixation par le liquide de Zenker. Dans ces coupes, on voit très bien sans aucun traitement par le pinceau, les cordons lymphoïdes et les sinus qui leur sont interposés. Si l'on examinait des coupes de ganglions de Mammifères fixés par le même procédé, il faudrait, pour distinguer les sinus des cordons, traiter d'abord les coupes par le pinceau, ou faire au préalable une injection interstitielle dans le ganglion. Dans celui-ci, en effet, les leucocytes qui parcourent les sinus sont gênés dans leur marche par les obstacles multiples que leur offre le tissu réticulé cloisonnant les sinus, et ils s'accumulent dans ces derniers, maintenus en place par les mailles du réticulum.

Il y a donc une grande différence entre les voies lymphatiques des ganglions des Mammifères et celles des ganglions des Oiseaux. Dans ces derniers, les voies lymphatiques, beaucoup plus aisément perméables, se distinguent toujours de la substance propre et ne sont pas bourrées d'éléments cellulaires. C'est probablement à cette dernière circonstance que les ganglions de l'Oie doivent leur mollesse particulière, cette propriété d'être plus ou moins turgescents suivant le moment où on les examine, et enfin de se gonfler si aisément par l'injection des vaisseaux lymphatiques.

Les sinus sont très exactement limités par un endothélium que rendent visible les injections d'azotate d'argent ou de liquide de Renaut, et qui est infiniment plus facile à voir dans ce cas que sur les parties correspondantes des ganglions lymphatiques des Mammifères. Cela s'explique de la manière suivante : les innombrables travées qui partent du pourtour des cordons folliculaires, dans les ganglions des Mammifères, relèvent au-devant d'elles cet endothélium pour s'en recouvrir; il en résulte que la surface des cordons est, dans ces organes, accidentée et irrégulière; par suite, l'endothélium qui les recouvre se pliant à tous ces changements de direction incessants, est moins facile à suivre dans ses contours cellulaires. Dans les ganglions de l'Oie, au contraire, les cordons constituent des cylindres à peu près réguliers, à la surface desquels l'endothélium s'étend sans obstacle, de telle façon qu'on voit à merveille ces cellules, après le traitement au nitrate d'argent qui imprègne leurs bords.

Cet endothélium est du reste si net, qu'il n'est pas même besoin du nitrate d'argent pour le mettre en évidence; sur les pièces fixées par le liquide de Zenker, en effet, on le voit très aisément sous la forme d'une mince pellicule, limitant nettement les cordons, et renflée çà et là par la présence d'un noyau ovale. La figure 4, planche III, en montre plusieurs exemples.

Les sinus lymphatiques renferment un contenu qu'il faut étudier maintenant. Il est constitué par le plasma de la lymphe et par divers éléments cellulaires. Le plasma lymphatique est

très aisément révélé par les fixations au liquide de Flemming, qui le coagule sur place, déterminant ainsi la formation de petits caillots qui remplissent plus ou moins exactement le sinus, suivant qu'ils sont plus ou moins rétractés. De tels caillots ne se rencontrent, d'ailleurs, pas uniformément sur toute l'étendue de la coupe, dans laquelle il y a toujours nombre de sinus absolument libres de tout coagulum. Cela tient, évidemment, à la concentration du plasma lymphatique, qui n'est pas partout identique, à un moment donné, dans le ganglion. Les coupes, après fixation au liquide de Zenker, ne font point observer de coagulum semblable.

Le contenu cellulaire des sinus est assez varié; il consiste en des leucocytes de divers ordres et en un grand nombre de globules rouges.

Les leucocytes sont, tout d'abord, des lymphocytes. Il y a aussi des mononucléaires, pourvus d'un noyau arrondi, vivement coloré par l'hématéine, et d'un corps protoplasmique volumineux. Souvent, lorsque ces mononucléaires sont nombreux dans un sinus, ils se pressent les uns contre les autres, se compriment mutuellement et prennent un aspect épithélioïde; d'autres fois, isolés et indépendants, ils montrent leurs bords lobés et déchiquetés comme s'ils avaient été fixés pendant qu'ils effectuaient des mouvements amiboïdes. A côté de ces mononucléaires, il en existe d'autres, plus développés, dont la taille peut dépasser 11 μ, et dont le noyau, au lieu d'être fortement coloré comme celui des précédents, est vésiculeux, clair et pauvre en chromatine. Dans leur protoplasme ces leucocytes renferment souvent des inclusions sphéroïdes vivement colorées par les réactifs des noyaux et entourées d'une petite vacuole claire; ce sont là, bien évidemment, des corps soumis à la digestion intracellulaire et qui ont été captés par les leucocytes dont il s'agit. On peut donc désigner ces derniers sous le nom de *phagocytes*, et il est probable que les corps englobés par eux sont des globules rouges. En plus de ces éléments, les sinus renferment aussi des cellules éosinophiles assez abondantes, bourrées de granulations très vivement colorées par l'éosine.

On rencontre toujours dans les coupes un grand nombre d'hématies. Les unes sont contenues dans les vaisseaux de la substance lymphoïde, et parmi celles-ci, les plus abondantes se trouvent dans les veines qui entourent les follicules; les autres sont libres dans les sinus et mélangées aux leucocytes qui occupent ces derniers.

Il n'entre pas dans le plan de cette étude d'envisager la question de savoir quels sont les rapports fonctionnels de ces hématies avec la substance du ganglion. Il faut seulement remarquer ici que leur grand nombre au sein des ganglions de l'Oie peut quelquefois tenir à des causes accidentelles, comme l'absorption directe du sang par les lymphatiques au niveau de la saignée, déjà signalée par Lauth, ou bien au reflux du sang des veines dans une petite partie du système lymphatique dont on a déjà montré la possibilité. (Voy. p. 59.)

Vaisseaux sanguins. — L'injection des vaisseaux sanguins, à la masse au bleu de Prusse et à la gélatine, fait voir que les follicules sont parcourus par un réseau capillaire artériel qui leur est propre, et dont le sang est collecté par des veinules formant des corbeilles autour de ces follicules, disposition semblable à celle que J. Calvert (43) a décrite dans les ganglions mésentériques du Chien. Ces veinules ne tardent pas à se reconstituer en troncs veineux, satellites de l'artère, qui reçoivent, en plus des capillaires des follicules, les vaisseaux veineux des cordons lymphoïdes, consistant en des capillaires situés dans l'axe de ces derniers.

L'appareil circulatoire sanguin forme donc, à l'intérieur des ganglions lymphatiques, un système clos et continu. Il importe d'insister sur ce point pour faire bien comprendre la différence profonde qui existe entre les ganglions lymphatiques de l'Oie et la rate, malgré la ressemblance très étroite offerte par l'architecture de ces deux organes. Jamais, ici, les vaisseaux sanguins ne s'ouvrent dans les sinus entourant les cordons, comme c'est au contraire le cas pour la rate, et l'on voit par là que la ressemblance signalée plus haut est purement superficielle.

L'artère et les artérioles que l'on trouve dans l'épaisseur des ganglions sont toutes entourées d'une petite gaine lymphatique.

On la voit à la perfection après injection des vaisseaux lymphatiques par le bleu de Prusse. Cette gaine apparaît sur la coupe transversale des artérioles comme un petit anneau bleu continu, entourant parfaitement le vaisseau.

En terminant cette description, j'ajouterai que j'ai trouvé une fois, auprès d'un ganglion lymphatique, un petit corps glandulaire placé dans le tissu conjonctif entourant la veine jugulaire. Ce petit corps, de faibles dimensions, c'est-à-dire mesurant environ 2/10 de millimètre de longueur pour une largeur trois fois moindre, présentait absolument la structure de la glande thyroïde accessoire de l'Oie, que j'ai d'ailleurs sectionnée pour l'étudier comparativement. Comme la glande thyroïde accessoire habituelle n'était pas absente dans ce cas, on voit qu'il faut rapprocher des glandules parathyroïdes des Mammifères le corps glandulaire que je viens de signaler.

IV

En faisant des recherches dans la série des glandes lymphatiques, on peut rencontrer des organes dont la structure se rapproche, plus ou moins, de celle décrite plus haut pour les ganglions lymphatiques de l'Oie. La description de quelques-uns de ces termes de comparaison fera mieux comprendre la structure des ganglions qui nous occupent, en même temps qu'elle permettra de bien fixer leur place parmi les formations du même ordre.

A ne considérer que la distribution du tissu lymphoïde en nodules arrondis, réunis les uns aux autres par des cordons de même substance, et entourés de larges espaces lymphatiques, le ganglion de l'Oie rappelle tout à fait l'organe lymphoïde qui existe autour du ventricule et du bulbe artériel de l'Esturgeon. La figure de cet organe, donnée par **Richard Hertwig** (20, fig. 3, pl. VI), est en quelque sorte un schéma parfait du ganglion des Oiseaux : même disposition de la substance lymphoïde et mêmes espaces lymphatiques non cloisonnés. Mais on ne peut, cependant, rattacher le ganglion de l'Oie à l'organe de l'Esturgeon.

Ce dernier, en effet, n'est pas un organe défini placé sur le trajet de vaisseaux lymphatiques vrais, et il est bien plutôt comparable aux glandes intraviscérales, car il s'est développé dans l'épaisseur du feuillet viscéral du péricarde ; ce qui le rapproche des organes lymphoïdes placés dans la tunique adventice des vaisseaux, et dont il a été question plus haut (voy. p. 39).

Si l'on passe maintenant à l'examen des ganglions adultes de Mammifères, on trouvera, entre eux et ceux de l'Oie, des différences considérables.

Le schéma classique de ces ganglions est bien connu : une capsule fibreuse envoyant vers l'intérieur des prolongements qui cloisonnent l'organe en un certain nombre de loges incomplètement fermées ; puis du tissu lymphoïde réparti en follicules occupant tous la périphérie (substance corticale), et en cordons anastomosés entre eux, placés au centre (substance médullaire) ; partout, entre le tissu lymphoïde et la capsule ou ses prolongements, des espaces cloisonnés par un réticulum serré de tissu conjonctif, qui les transforme en des voies infiniment compliquées : ce sont les voies de la lymphe.

Ce n'est pas à dire que tous les ganglions présentent cette structure schématique, et l'on sait depuis longtemps qu'il y a de nombreuses et importantes variétés dans la constitution de ces organes. Sans parler des données anciennes de **Kölliker** (18), de **Frey** (23), etc., on a signalé, ces derniers temps, des cas particuliers de structure, qui ont une assez grande importance pour la compréhension des ganglions lymphatiques ou pour l'idée générale qu'on doit se faire de ces organes. **Ranvier** (36, p. 30) a décrit chez le Porc, au sein du mésentère, des ganglions dont la structure diffère, par des caractères importants, du schéma classique. Il n'existe, en effet, dans ces ganglions, ni sinus ni cordons folliculaires, mais seulement des follicules sphériques, ayant de 1/4 à 1/2 millimètre de diamètre, disséminés au hasard dans toutes les parties du ganglion, au sein d'un tissu réticulé qui forme le tissu intermédiaire de cet organe. Les follicules sont entourés d'une pseudo-capsule, qui les limite sans les isoler du tissu intermédiaire, car ce tissu, les pseudo-capsules et les follicules eux-mêmes, ont une struc-

ture identique; tous sont formés par du tissu réticulé qui est simplement plus dense au niveau des follicules, lesquels sont caractérisés, en outre, par la présence du réseau capillaire que l'on trouve dans tous les follicules lymphatiques. En réalité, le ganglion tout entier est formé de tissu réticulé, et la circulation de la lymphe peut se faire dans toutes les mailles de ce tissu, aussi bien dans celles des follicules et des pseudo-capsules que dans celle du tissu intermédiaire. Ce ganglion se rapproche de celui de l'Oie par le fait de la dissémination des follicules dans toute l'épaisseur de l'organe, et par l'absence d'une couche corticale et d'une couche médullaire; mais il en diffère beaucoup quant au reste, et surtout par la disposition de ses voies lymphatiques. En effet, tandis que ces dernières sont pour ainsi dire diffuses dans tout le ganglion du Porc, et simplement représentées par les mailles du tissu réticulé, ce qui doit rendre fort irrégulier le cours de la lymphe, la distinction entre voies lympatiques et tissu lymphoïde est beaucoup plus marquée dans les ganglions de l'Oie. Dans ces derniers, en effet, les sinus lymphatiques, toujours libres de tout réticulum, se distinguent aisément des follicules et des cordons bien limités et comme individualisés par leur revêtement endothélial, et forment des voies facilement perméables, comme le prouvent du reste les injections.

Renaut (37, p. 945 et suiv.) a décrit, dans les ganglions lymphatiques de la tête du Mouton, une disposition des sinus lymphatiques qui se rapproche un peu de celle observée chez l'Oie. Il a fait remarquer que, sous la capsule, l'espace lymphatique compris entre cette dernière et le pôle périphérique du follicule reste libre, et que sa lumière est comparable à celle du sinus disposé autour des follicules clos de l'appendice iléo-cæcal du Lapin. Mais, néanmoins, cet espace est parfois traversé par quelques rétinacles trabéculaires, et il se continue en tous cas, sur les côtés du follicule, avec des espaces cloisonnés par le tissu réticulé, comme partout ailleurs. L'absence d'un réticulum dans les sinus lymphatiques des ganglions n'est donc ici qu'extrêmement partielle, et la différence avec la disposition que j'ai décrite est tout à fait frappante.

Je mentionnerai encore quelques ganglions dans lesquels on peut trouver une disposition permettant un passage facile de la lymphe des afférents aux efférents et qui, par suite, se rapprochent, au moins physiologiquement, de ceux de l'Oie. Ce sont les ganglions sous-lombaires du Cheval, dans lesquels Colin (14) a montré que les lymphatiques qui s'y rendent « ne s'y résolvent pas complètement en divisions ténues desquelles naissent ensuite des branches de plus en plus grandes, comme on le voit dans la plupart des ganglions et notamment dans ceux que les vaisseaux traversent pour la première fois. Les lymphatiques, en arrivant à ces ganglions, leur donnent des branches qui s'y divisent jusqu'à une extrême ténuité, puis les traversent par des rameaux énormes, de telle sorte qu'une partie de la lymphe charriée par ces vaisseaux passe directement des afférents dans les efférents sans traverser le parenchyme ganglionnaire. Aussi les matières à injection, même les plus grossières, passent-elles avec facilité des vaisseaux de l'arcade crurale, par exemple, dans le canal thoracique. De même, l'air que l'on insuffle dans ces derniers ne tarde pas à distendre les ganglions, puis à passer dans la citerne et à parvenir dans le système veineux par l'intermédiaire du canal thoracique. » Mais, comme on le voit, il s'agit là d'une disposition particulière des vaisseaux lymphatiques, dont certaines branches traversent directement le ganglion, et non pas d'une constitution simple des sinus.

Il faut donc renoncer à chercher parmi les ganglions adultes des Mammifères des dispositions rappelant celles des ganglions de l'Oie; mais il n'en est pas de même si l'on s'adresse à des embryons, et là, du moins, on peut trouver des faits évidemment comparables à ceux que j'ai décrits. En effet, Chievitz (26) a montré que, chez l'embryon humain, les ganglions se présentent, à un moment donné du développement, comme des nodules de tissu renfermant un grand nombre de noyaux, et entre lesquels passent les voies lymphatiques libres disposées sous forme de fentes plus ou moins larges, limitées par un endothélium. Le tissu réticulé que l'on trouve, chez l'adulte, à l'intérieur de ces voies, n'y apparaît que plus tard (p. 368). C'est aussi ce qu'exprime Ranvier (36) en disant que « le courant de

lymphe qui traverse un ganglion pour aller des afférents aux efférents suit d'abord des voies canaliculées » (p. 53)[1].

Les voies lymphatiques de ganglions de l'Oie gardent pendant toute la vie cette disposition primitive (**L. Vialleton** et **S. Fleury**, 53). Il ne faudrait cependant pas croire pour cela que le ganglion de l'Oie reproduit entièrement la structure d'un ganglion embryonnaire, car sa substance propre offre un degré de développement bien supérieur à celui que le tissu adénoïde présente dans un embryon, mais il faut dire tout simplement que ce tissu étant identique au tissu adénoïde des ganglions adultes, les voies lymphatiques ont seules la simplicité qu'elles présentent chez l'embryon.

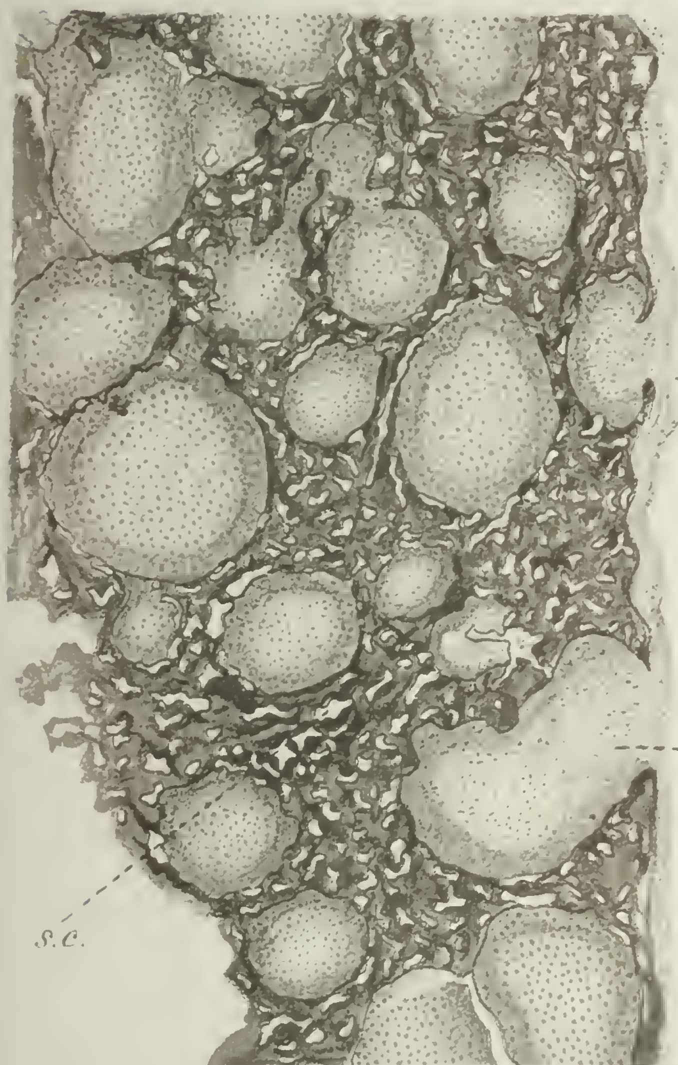
Le ganglion de l'Oie offre, par cela même, un cas unique à ma connaissance parmi les organes de même nature, et cette particularité de structure permet de concevoir un schéma des ganglions lymphatiques un peu différent de celui qui a été proposé par **Weidenreich** (51). Cet auteur, comparant en effet les ganglions lymphatiques, la rate et les glandes hémolymphatiques, donne de chacun de ces organes une courte diagnose résumant leurs caractères principaux. Or, il regarde comme caractérisant les ganglions lymphatiques la présence de sinus toujours réticulés (p. 367). On voit que mes recherches ne permettent pas de maintenir une description aussi absolue. Mais on peut accepter, légèrement modifiée, la caractéristique proposée par **Weidenreich** et dire avec lui que : les ganglions lymphatiques possèdent toujours des lymphatiques afférents et efférents, en rapport avec des sinus renfermant seulement de la lymphe, et qui sont réticulés (chez les Mammifères) ou libres (chez l'Oie) ; le système sanguin est complètement séparé du système lymphatique, et il n'y a aucune communication entre eux, les artères se continuant dans les veines par des capillaires.

1. D'autres recherches sur le développement des ganglions lymphatiques confirment ces données sur l'absence de tissu réticulé dans les sinus lymphatiques au début. Consultez à ce sujet **Conil** (31), **Gulland** (38), **Fr. Saxer** (42). La figure 13, pl. XV de ce dernier, est particulièrement démonstrative.

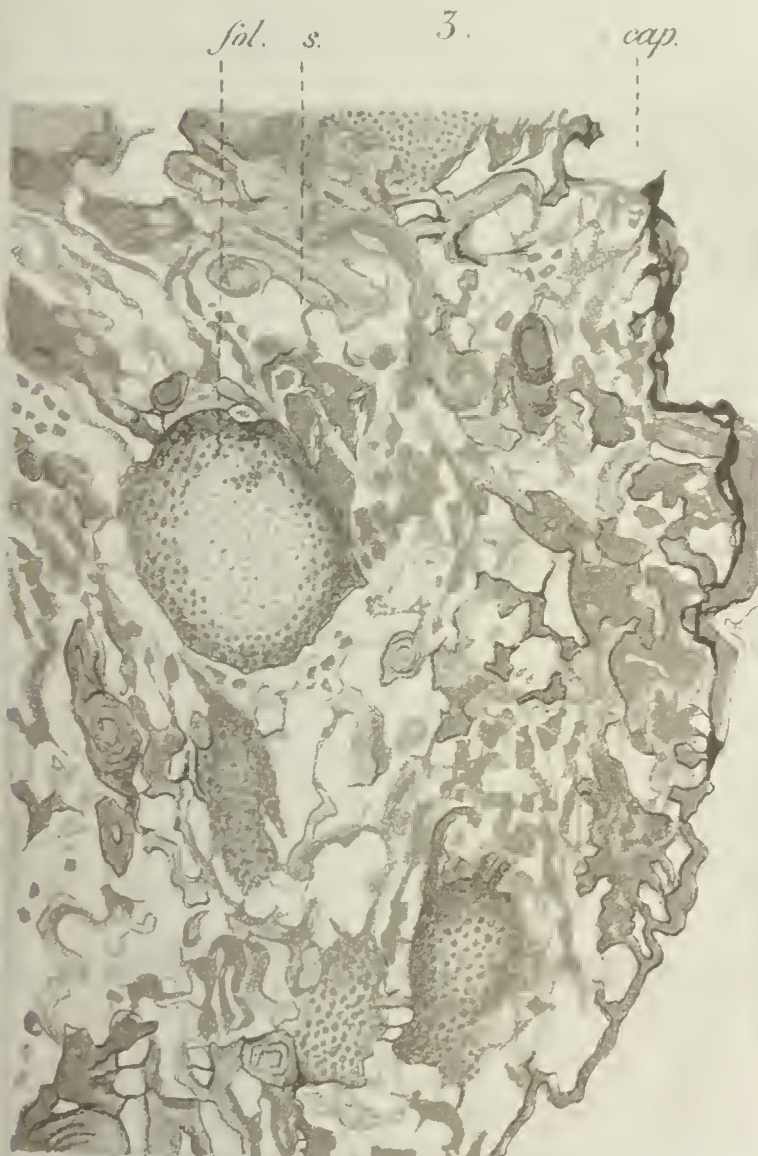
Index Bibliographique.

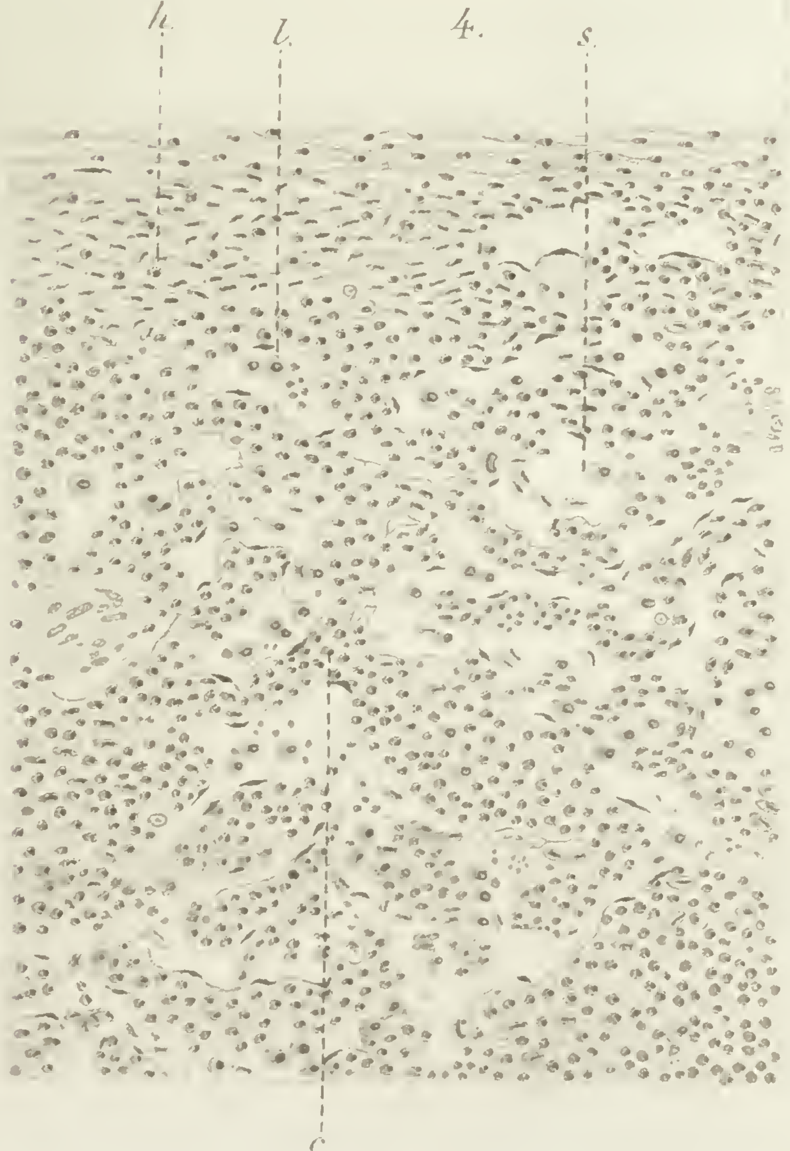
1. William Hewson. — An Acount of the Lymphatic system in Birds. *Philosophical Transactions*, vol. LVIII, 1768.
2. Monro, A. — *A treatise on Comparative Anatomy*, publié par son fils. Londres, 1783.
3. Tiedemann. — *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel*. Bd I, 1810.
4. Magendie. — Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux. *Journal de Physiologie*, 1821, t. I.
5. Lauth. — Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux et sur la manière de les préparer. *Annales des Sciences Naturelles*, t. III, 1824.
6. Lippi. — *Illustrazioni fisiologiche e patologiche del sistema linfatico-chilifero...* avec un atlas. Firenze, 1825.
7. Panizza. — *Osservazioni antropo-zootomico-fisiologiche*. Pavie, 1830.
8. Owen, R. — *Proceedings of Zoological Society*, vol. I, 1831.
9. Fohmann. — *Mémoire sur les communications des vaisseaux lymphatiques avec les veines*. Liège, 1832.
10. Reid. — *Proceedings of the Zoological Society of London*, vol. III, 1835.
11. Carus. — *Traité élémentaire d'Anatomie comparée*. Traduction Jourdan. Paris 1835, t. II.
12. Cuvier. — *Anatomie comparée*. 2e édition, 1839, t. VI.
13. Sappey. — *Recherches sur l'appareil respiratoire des Oiseaux*, avec 4 planches. Paris, 1847.
14. Colin, G. — *Physiologie comparée*. 1856, t. II.
15. Milne Edwards, H. — *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux*. 1859, t. IV.
16. Leydig. — *Traité d'Histologie de l'homme et des animaux*, traduit de l'allemand par R. Lahillonne. Paris, 1866.
17. Owen, R. — *Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates*. Londres, 1866, vol. I et II.
18. Koelliker. — *Éléments d'Histologie humaine*. 2e édition française d'après la 5e édition allemande, par Marc Sée. Paris, 1868.
19. Chauveau et Arloing. — *Traité d'Anatomie comparée des animaux domestiques*. 2e édition, 1871.
20. Hertwig, R. — Die lymphoïden Drüsen auf der Oberfläche des Stöhrherzens. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd IX, 1873.
21. Gegenbaur. — *Manuel d'Anatomie comparée*. Traduct. française. Paris, 1874.
22. Huxley, Th. — *Éléments d'Anatomie comparée des animaux vertébrés*. Traduct. française. 1875.
23. Frey. — *Traité d'Histologie et d'Histochimie*. 2e édition française, traduite sur la 5e édition allemande par P. Spillmann. Paris, 1877.
24. Trois. — Sopra la esistenza di veri gangli linfatici nel Lophio... (avec une planche), *Memorie del R. Ist. Veneto*, vol. XX, 1877.
25. Sappey. — *Études sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatique des Poissons*. Paris, 1880.
26. Chievitz. — Zür Anatomie einiger Lymphdrüsen. *Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth.*, 1881.
27. Gibbes, H. — On Somes Structures found in the connective Tissue betwen the renal Artery and Vein in the Human subject. *Quart. Journal of Microsc. Sc.*, vol. XXIV, 1884.
28. Balfour. — *Traité d'Embryologie et d'Organogénie comparée*. Traduct. française de Robin et Mocquard, 1885, t. II.
29. Budge, A. — Untersuchung ueber die Entwickelung des Lymphsystems beim Hühnerembryo. *Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth.*, 1887.
30. Cuénot. — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. *Archives de Zoologie expérimentale*, 2e série, t. VII, 1889.

31. Conil. — Contribution à l'étude du développement des ganglions lymphatiques. Thèse de Bordeaux, 1890.
32. Robertson, W.-F. — The prevertebral Hœmolymph glands. *The Lancet*, 29 novembre 1890.
33. Wiedersheim, R. — *Manuel d'Anatomie comparée des Vertébrés.* Traduct. sur la 2e édition allemande par G. Moquin-Tandon, 1890.
34. Clarkson. — Report on Hæmal glands. *The British Medical Journal*, 1891.
35. Gadow, H. — *In* Dr H.-G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Vögel. Bd VI, 1 et 2, Leipzig, 1891.
36. Ranvier. — Notes extraites des *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 1892-1897.
37. Renaut. — *Traité d'Histologie pratique*, t. I, fasc. 2, 1893.
38. Gulland. — The developpement of lymphatic glands. *Journal of Pathology and Bacteriology*, mai 1894.
39. Vogt et Yung. — *Traité d'Anatomie comparée*, t. II, 1894.
40. Clarkson. — *Text-book of Histology*, 1896.
41. Oppel. — *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie*, Bd I, II, III, 1896-1900.
42. Saxer, Fr. — Ueber die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen. *Anatomische Hefte*, Bd VI, 1896.
43. Calvert, W.-J. — The Blood-vessels of the Lymphatic gland. *Anat. Anzeig.* Bd XIII, 1897.
44. Vincent, S. et Harrison, S. — On the hæmolymph glands of some Vertebrates. *Journal of Anatomy and Physiology*, vol. XXI, january 1897.
45. L. Vialleton. — *Précis de Technique histologique et embryologique.* Collection Testut, Paris, 1899.
46. Drummond, W.-B. — On the Structures and Fonctions of hæmolymph glands. *Journal of Anatomy and Physiotogy*, 1900. vol. XXXIV.
47. Morandi, E. et Sisto, P. — Sulle variazioni della struttura tipica delle linfoglandule. *Acad. de Médecine de Turin*, séance du 25 mai 1900, vol. VI, LXIIIe année, fasc. 5.
48. Sala, L. — Sullo sviluppo dei cuori linfatici e dei dotti toracici nell'embrione di Pollo. *Ricerce fatte nel Laboratorio di Anatomia della R. Università di Roma*, vol. VII, fasc. 3 et 4, 1900.
49. Retterer. — Recherches expérimentales sur les ganglions lymphatiques. *Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*, 3e session, 1901.
50. Warthin, A.-S. — The normal Histology of the Human hæmolymph glands. *The American Journal of Anatomy*. vol. I, n° 1, novembre 1901.
51. Weidenreich. — Das Gefässystem des menschlischen Milze. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, Bd LVII, 1901.
52. — Ueber Blutlymphdrüsen. *Anatomischer Anzeiger*, nos 7 et 8, octobre et novembre 1901.
53. L. Vialleton et S. Fleury. — Structure des ganglions lymphatiques de l'Oie. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, séance du 9 décembre 1901.









Crissas del. et lith. Imp. L. Lafontaine, Paris.

Masson et Cie, éditeurs.

Explication de la planche III.

Lettres communes à toutes les figures.

caps.	Capsule.	*s. c.*	Sinus central.
fol.	Follicule.	*s. p.*	Sinus périphérique.
c.	Cordon lymphoïde.	*l.*	Leucocyte.
s.	Sinus lymphatique.	*h.*	Hématie.

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'un ganglion de l'Oie. Injection par les vaisseaux lymphatiques d'azotate d'argent à 1 p. 300. Coloration à l'hématéine et à l'éosine (Microphotographie, obj. 3 Nachet).

Fig. 2. — Coupe transversale d'un ganglion de l'Oie. Injection par les vaisseaux lymphatiques de liquide de Renaut (Microphotographie, obj. 5 Nachet).

Fig. 3. — Autre point de la préparation qui a fourni la figure 2, choisi pour montrer les sinus centraux (Microphotographie, obj. 5 Nachet).

Fig. 4. — Coupe transversale d'un ganglion de l'Oie. Fixation au liquide de Zenker. Coloration à l'hématéine et à l'éosine (Microphotographie, obj. 7 Nachet).

NOUVELLES OBSERVATIONS

SUR LES

MÉTAMORPHOSES INTERNES[1]

Par **J. ANGLAS**

Docteur ès sciences, Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

Planche IV.

I

Tissu musculaire.

A. — Historique. — Etat actuel de la question.

La complexité de ce sujet est telle qu'il est indispensable, avant de l'aborder, de se remémorer les principaux résultats acquis et les diverses interprétations soutenues par les auteurs; il faut également connaître les sens précis des termes qu'ils ont créés ou employés; sinon, tout apport nouveau risquerait de ne produire qu'un peu plus de confusion; au contraire, en établissant un parallèle rigoureux entre nos observations et les observations antérieures ou contemporaines, il pourra s'en dégager quelque conclusion utile.

Kowalevsky (85,88), le premier, donna l'exacte signification des *boules à noyaux* déjà décrites par **Weismann** (64,66), et par **Viallanes** (82), dans l'histolyse du tissu musculaire. Ces *Körnchenkugeln*, comme il les appelle, sont des amibocytes ayant englobé des fragments plus ou moins considérables de

1. Ce travail est un complément aux observations que j'ai déjà publiées à ce sujet (00); aussi me bornerai-je à parler des tissus ou des organes dont l'histolyse ou l'histogenèse attirent encore plus spécialement l'attention : ce sont les muscles, le tissu adipeux, les glandes salivaires et les tubes de Malpighi.

substance contractile, ainsi que des noyaux musculaires à divers états de régression. L'ensemble forme donc une petite masse généralement plurinucléée, qui garde de l'amibocyte sa propriété migratrice. De la sorte, les restes du muscle détruit sont transportés et disséminés; lorsqu'ils sont digérés par l'amibocyte qui les a englobés, lorsque leur substance a été assimilée par l'organisme et, en particulier, par les organes en voie d'histogenèse, l'amibocyte reprend peu à peu son aspect primitif; le phénomène est d'ailleurs assez rapide. Ce sont les Muscides qui servirent à la description de **Kowalevsky**; l'invasion précoce des leucocytes dans les muscles en histolyse, l'englobement des fragments de l'organe larvaire furent naturellement rattachés aux faits de phagocytose déjà rencontrés dans d'autres embranchements du règne animal.

Presque en même temps, **van Rees** (89) arrivait, par l'étude du même type, aux mêmes conclusions que **Kowalevsky**, au moins pour le tissu musculaire. Par une double généralisation un peu prématurée, on tint pour établi que l'histolyse, pendant la métamorphose des Insectes, se faisait par le moyen des phagocytes. Pour certains auteurs, l'agression leucocytaire fut même la cause déterminante de la métamorphose.

D'autre part, au point de vue de l'histogenèse des muscles imaginaux, et spécialement de ceux du thorax, **van Rees** accordait une grande importance aux cellules de mésenchyme, lesquelles, avec les leucocytes et les Körnchenkugeln, constituent les trois sortes d'éléments libres dans la cavité du corps des Muscides. Mais les indications de cet auteur restaient absolument imprécises, et même contradictoires. Voici du reste ce qu'il dit : « Il semble que chacun des trois muscles qui subsiste (dans le thorax), forme en se divisant quelques cordons plasmatiques (*Plasmastränge*) reposant dans une masse considérable des cellules de mésenchyme ». On peut se demander quel est d'après lui le rôle et même la nature de ces cellules de mésenchyme; en quoi contribueraient-ils à l'histogenèse, puisque les noyaux imaginaux proviennent directement des noyaux larvaires?

C'est ce que fait justement observer **Korotneff** (92) dans un

travail relatif à la Teigne vulgaire, Lépidoptère dont la métamorphose interne ne comporte pas de changements aussi complets et aussi violents que celle des Muscides. Les principaux résultats de **Korotneff** sont les suivants :

1° Chez *Tinea*, les leucocytes ne prennent aucune part à la dégénérescence du muscle larvaire ;

2° Les muscles imaginaux proviennent d'un simple remaniement (*Reformation*) des muscles larvaires ;

3° Certains muscles disparaissent totalement; les trois paires thoraciques se transforment de la manière que voici :

Les noyaux du muscle larvaire prolifèrent et se répartissent à la périphérie de la fibre ; en certains points ils s'amassent de manière à former une saillie discoïdale ou ovoïde. Ce groupe de noyaux (*Kernstrang*) se sépare peu à peu du muscle; l'espèce de pédicule qui le retient quelque temps encore disparaît, et le Kernstrang est mis en liberté. — Sur une puppe de *Tinea* plus avancée, on ne trouve aucune trace des muscles larvaires qui ont diminué et se sont résorbés; à leur place, sont de petites plages (*Flecken*) très colorables par l'hématoxyline, qui proviennent des groupes de noyaux, et dans lesquelles des fibrilles musculaires imaginales se sont déjà constituées.

Korotneff, d'après cela, considère que la fibre musculaire, au point de vue physiologique, est un organe double : une partie active, la fibrille, constitue l'élément contractile; la partie passive, la cellule musculaire, garde sa vitalité lorsque la fibrille est usée, ou fatiguée ; elle est chargée de réparer et de reconstruire. Il conclut en opposant au processus phagocytaire, chargé des destructions rapides, la régression chimique qu'il a constatée dans les cas de transformations moins radicales et moins violentes; la durée de la nymphose est, en effet, bien plus longue chez les Tinéides que chez les Muscides.

Le même auteur signale en outre l'absence de cellules mésenchymateuses spéciales. « La cavité du corps, dit-il, ne contient que des leucocytes et des Körnchenkugeln. » Ici, l'on se demande ce que **Korotneff** désigne par ce terme, puisqu'il n'y a pas de phagocytose; sans doute il doit y avoir confusion de terme avec les Kernstränge qui, détachés des

muscles, sont aussi de véritables boules de noyaux agglomérés.

Schaffer (92) considère l'histolyse des muscles, chez les Vertébrés, comme une dissolution dans le liquide cavitaire.

L'idée d'une vitalité plus grande du protoplasme et du noyau vis-à-vis du myoplasme, ou substance contractile, a été reprise par **de Bruyne** (98). Au moment de l'histolyse, le noyau musculaire et le protoplasme qui le contient (sarcoplasme) exerceraient une action digestive et destructive sur le corps de la fibre; il y aurait autophagocytose, ou phagocytose myoblastique. Cette interprétation est conforme à celle que **Metchnikoff** (92) donnait de l'atrophie musculaire chez les Têtards de Batraciens. Même chez les Muscides, dont il reprend l'étude, **de Bruyne** considère comme tardive l'intervention des leucocytes; il pense qu'elle peut être plus ou moins précoce suivant les cas, mais que le muscle porte en lui-même les causes de sa dégénérescence initiale.

Rengel (96) admettait la possibilité, suivant les cas, de deux modes de l'histolyse : phagocytose et régression chimique.

Karawaiew (98), n'ayant reconnu aucune phagocytose chez un Hyménoptère (*Lasius niger*), revient à l'explication de **Korotneff**. Ses descriptions, toutefois, faute peut-être d'une précision suffisante, n'entraînent pas absolument la conviction. Cet auteur décrit, en effet, autour des faisceaux musculaires de très nombreuses cellules de mésenchyme (leucocytes?) qui, souvent, s'appliquent contre le muscle lui-même; puis il constate que des éléments cellulaires identiques se rencontrent engagés à la périphérie du muscle : il vient immédiatement à l'esprit que ce sont des cellules immigrées, venant de l'extérieur. Ce n'est pourtant pas à cette solution que s'arrête l'auteur russe : il montre que les noyaux disposés à la périphérie de la fibre proviennent de la fragmentation du noyau larvaire. Il eût été plus logique, semble-t-il, de décrire d'abord cette origine, et les « cellules de mésenchyme », par leur ressemblance avec les petits noyaux ainsi produits, auraient pu être également interprétées comme des dérivés des noyaux musculaires. — Telle est du moins l'explication qui découle des tra-

vaux récents; les phénomènes relatifs au noyau larvaire ont particulièrement attiré l'attention.

Terre (99) remarque que chez les larves d'Abeille, non encore operculées, les muscles possèdent deux sortes de noyaux, les uns volumineux, plongés dans le myoplasme, les autres beaucoup plus petits, disposés superficiellement, et allongés parallèlement au faisceau musculaire; il est alors difficile de décider si ces éléments sont entourés d'une couche protoplasmique. — Chez les larves en train de filer, le nombre des petits noyaux a augmenté; bientôt après, ceux-ci envahissent toute la substance contractile dont la striation disparaît. A ce stade, Terre a constaté que des amibocytes sont fréquemment *accolés* au sarcolemme. Mais il n'a jamais observé qu'ils l'aient traversé.

Ultérieurement, le muscle se disloque, s'émiette, sans toutefois perdre sa forme générale; chacun des petits noyaux s'entoure d'une masse protoplasmique, et, à leur contact, la substance contractile semble disparaître par digestion et absorption. Pendant ces transformations, les gros noyaux du muscle larvaire s'altèrent et subissent la chromatolyse pour disparaître finalement.

Nous avons tenu à citer, car nous aurons dans la suite l'occasion de vérifier, en la complétant et en l'illustrant, l'exactitude de cette description. En résumé, d'après Terre, le muscle larvaire dégénère par lui-même, sans le concours d'éléments extra-musculaires; les petits noyaux, dont il ne dit pas l'origine, mais que l'on retrouve à des stades très jeunes et qui se multiplient déjà pendant la vie larvaire, constituent de véritables *myoblastes* imaginaux.

Dans un volumineux mémoire, le professeur A. Berlese (99,01), de Portici, exposant ses propres observations et les comparant à celles des divers auteurs, se range à l'opinion de Karawaiew et de Terre; il apporte également de nouveaux faits relatifs à l'origine des petits noyaux signalés par ce dernier; ses observations portent sur un assez grand nombre de types pris parmi les principaux groupes d'Insectes. On peut les résumer de la manière suivante : au moment de l'histolyse, la

chromatine des noyaux musculaires subit une sorte de condensation, et, dans la plupart des cas, Berlese la figure comme une boule sans structure distincte, absorbant fortement les colorants ; à l'entour, le caryoplasme dessine une plage d'étendue variable ; parfois même, il subit une sorte d'hypertrophie.

Cette masse de chromatine du noyau larvaire se fragmente en noyaux plus petits auxquels l'auteur donne le nom de *caryolytes* ; ils sont généralement mis en liberté et, se séparant de la fibre, ils emportent parfois quelques débris de la substance contractile elle-même ; dans ce cas, ce sont des *sarcolytes*. Ces restes de myoplasme sont généralement arrondis et à peine reconnaissables ; quand un certain nombre de ces petites masses ovoïdes, de grosseurs variables, sont réunies à des fragments nucléaires, l'ensemble reçoit le nom de *sphères granuleuses* (*sferuli di granuli*) ; celles-ci, remarquons-le en passant, ne doivent pas être confondues avec les Körnchenkugeln des auteurs allemands.

Berlese a cependant bien retrouvé chez les Diptères (*Calliphora*) les Körnchenkugeln décrits par Kowalevsky. Ils sont constitués par des leucocytes ayant englobé des granules musculaires de déchet, variables en nombre et en grosseur : l'auteur italien les appelle, de préférence, des *sarcolytocytes*. Ceux-ci, qui prennent naturellement naissance dans les muscles en voie d'histolyse, sont rapidement disséminés dans la cavité du corps.

Mais ce n'est pas tout : les noyaux musculaires donnent encore naissance, par fragmentation, à des éléments chromatiques qu'entoure une petite zone protoplasmique, elle-même dérivée du sarcoplasme de la fibre. Ainsi se constituent des éléments cellulaires, de véritables *cellules musculaires* ou *sarcocytes*, dont Berlese décrit trois catégories principales :

1° Les cellules musculaires emportant avec elles un fragment ou des fragments de substance contractile modifiée ; elles font alors partie d'une sphère granuleuse ;

2° Les cellules musculaires englobées dans un amibocyte et rentrant dans la composition d'un sarcolytocyte (ou Körnchenkugel) ;

3° Les cellules musculaires libres, ou sarcocytes proprement dits. Ce sont des cellules musculaires de deuxième génération, capables de se multiplier par division caryocinétique; la structure nucléaire redevient visible. Ces éléments qui s'organisent alors pour constituer des muscles de deuxième formation portent le nom de *myocytes*. (Notons en passant que Berlese décrit une division acinétique des caryolytes, dont la structure chromatique est indistincte, et toujours figurée compacte.)

On voit combien sont complexes ces phénomènes, chez les Diptères auxquels se rapportent les descriptions précédentes.

Chez *Polistes gallica*, Berlese décrit encore une dégénérescence adipeuse directe du noyau musculaire larvaire. Enfin, chez quelques types, notamment chez *Cynips Tozæ*, le même auteur mentionne et figure une fragmentation spéciale du noyau larvaire, d'où naissent de nombreux noyaux, de très petite taille, assez régulièrement alignés d'une manière linéaire dans le sens de la fibre. Ceux-ci, qui sont l'origine directe de noyaux imaginaux, sont comparables, par leurs dimensions, aux granulations chromatiques qu'un fort grossissement fait discerner dans le noyau larvaire dont ils proviennent.

En résumé, les petits noyaux issus du noyau primitif sont, par des processus variables, l'origine des noyaux musculaires imaginaux; d'autre part, les sphères granuleuses s'organisent, chez les Diptères, en colonnettes de tissu adipeux de seconde formation; des éléments cellulaires, d'origine musculaire, remis en liberté dans la cavité générale, peuvent constituer à leur tour des amibocytes.

Ces faits nous serviront de terme de comparaison avec ce que nous avons observé chez les Hyménoptères.

Berlese insiste en outre sur les modifications et la dégénérescence du muscle (noyau et fibre), antérieures à toute intervention leucocytaire. Il décrit toutefois, chez les Diptères, l'arrivée des leucocytes dans le muscle en régression, mais alors même que ceux-ci englobent des sarcolytes (sarcolytocytes, ou Körnchenkugeln), cet auteur se refuse à reconnaître là un acte de phagocytose. Il faudrait, dit-il, pour que ce terme fût justifié, que les leucocytes aient une action digestive réelle sur les

particules ingérées; or ils se bornent à les disséminer rapidement loin de leur lieu d'origine, sans leur faire subir aucune modification chimique. Sans discuter ici la valeur de cette interprétation, notons cependant que les Körnchenkugeln, lorsqu'ils existent, contribuent activement à l'histolyse des muscles, ne serait-ce que par dissémination de leurs fragments.

Bien qu'elle se rapporte à un groupe absolument différent, il est intéressant de rappeler la note récente de **Vaney** et de **Conte** (00) : ces auteurs ont observé, dans le bourgeon cellulaire, d'où prend naissance la cercaire de Trématodes endoparasites, une histolyse partielle, mais considérable, que n'accompagne aucune phagocytose.

Vis-à-vis des travaux qui concluent à l'histolyse par simple dégénérescence, plaçons maintenant ceux qui, récemment encore, soutiennent la thèse opposée.

Dans une note à la Société de Biologie, **Caullery** et **Mesnil** (00) signalent, dans la régression des muscles d'un Crustacé parasite, *Hemioniscus balani*, une active intervention de leucocytes. Au moment de la chute des appendices, les muscles de l'abdomen « sont, dans les vacuoles, à l'intérieur de cellules dont le noyau gros, peu chromophile, ressemble beaucoup à un noyau d'amœbocyte : la striation du myoplasme est alors peu nette ou a disparu; du sarcoplasme, on ne distingue que des noyaux en chromatolyse. A un stade plus avancé, on aperçoit des restes informes des muscles primitifs;... puis, toute trace de muscle disparaît. »

D'un parallèle établi entre cette observation et l'examen de quelques-unes de mes préparations que je leur avais soumises, M. **Mesnil** conclut, avec M. **Metchnikoff**, à un « rôle capital des leucocytes » pendant la dégénérescence des muscles.

Ch. Perez (00), dans plusieurs notes ayant pour objet la métamorphose des Fourmis, décrit une pénétration des leucocytes dans le sarcoplasme des fibres, entre les fibrilles elles-mêmes, alors que le muscle est encore dans toute son intégrité et présente sa striation normale.

On peut remarquer toutefois que l'argument tiré de cette

striation ne prouve pas absolument l'intégrité chimique du muscle et l'absence de toute régression préalable. Cette description, non plus que la précédente, que nous avons tenu à reproduire, n'entraîne la conviction; de plus, en pareille matière, quelques dessins précis seraient au moins nécessaires.

Vernon L. Kellog (01), comparant l'histolyse chez deux Diptères, *Holorusia rubiginosa* et *Blepharocera capitata*, conclut à la régression chimique pour les glandes salivaires du premier et à une phagocytose réelle dans les muscles du second. Sans émettre de réserves sur cette observation, on peut regretter cependant qu'elle soit accompagnée d'un simple schéma, alors que les interprétations histologiques sont ici particulièrement délicates et prètent parfois à confusion.

Nous-même, dans notre premier mémoire (00), attachant au processus phagocytaire l'importance capitale qu'on lui attribuait en général, et peut-être influencé par des comparaisons rappelées plus haut, émanant de savants aussi compétents, nous avons cherché à retrouver ces phénomènes chez les Hyménoptères. Mais, constatant qu'il était parfois difficile de distinguer ce qui était noyau de leucocyte et noyau d'origine larvaire, nous faisions déjà des restrictions et des réserves (p. 432 et pl. XXI, fig. 46). Après avoir repris cette étude sur de nouvelles préparations, il nous a paru nécessaire d'étendre, en les précisant, ces réserves et ces restrictions : tel est l'objet de ce nouveau travail où nous nous sommes efforcé d'apporter, dans les descriptions comme dans les dessins, la plus scrupuleuse exactitude.

Nous examinerons successivement l'évolution des divers groupes de muscles chez la Guèpe : cette méthode nous permettra de remonter ensuite du particulier au général. En effet, malgré la diversité, très grande, que présente l'histolyse musculaire dans les différentes régions du corps, tous les cas sont reliés par des transitions qu'il faut étudier en détail, pour en dégager ensuite les caractères communs.

Ce travail sera facilité si nous suivons un ordre qui mette en évidence la continuité des phénomènes : cet ordre sera celui

de la contiguïté des régions. Commençant par les muscles de la région la plus postérieure, nous remonterons progressivement jusqu'à ceux de la tête, chaque description s'appuyant sur la précédente, et la prenant comme terme de comparaison. La succession des figures de la planche IV correspond également à la suite du texte de ce Mémoire.

B. — **Muscles périrectaux** (Pl. IV, fig. 1).

1. *Description des muscles larvaires.*

Les muscles qui entourent l'intestin acquièrent, chez les larves de Guêpe, une importance considérable au niveau du rectum. Leurs fibres, qui prolongent en quelque manière les muscles longitudinaux du corps, sont néanmoins disposées transversalement et prennent des insertions latérales sous l'hypoderme. Disposés de part et d'autre du rectum, ces muscles ne constituent pas un véritable sphincter, mais ils en remplissent la fonction. Ils doivent principalement servir à l'expulsion du *sac noir*, contenant les résidus chitineux d'une alimentation entomophage, car ils rentrent en régression aussitôt après ce moment, c'est-à-dire au début de la nymphose; de plus, ils manquent chez l'Abeille, dont les larves ne se nourrissent que de matières sucrées.

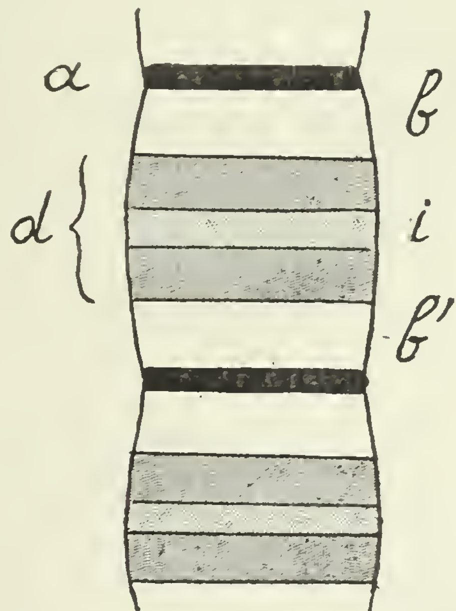


Fig. 1. — Schéma d'une fibrille musculaire. — (Muscle périrectal d'une larve de Guêpe.)

Leurs éléments histologiques sont des plus beaux qu'on puisse voir. Après fixation au liquide de Zenker et coloration à l'hémalun, décoloration partielle par l'acide chlorhydrique faible, et teinture d'éosine, on distingue toutes les particularités de leur structure et de leur striation.

Celle-ci présente une *ligne opaque* d'Amici (ou *disque mince*), extrêmement nette et fortement colorée (*a*), qui sépare deux *bandes claires* relativement assez larges (*b*). De part et d'autre de ces bandes claires sont des *disques*

sombres (ou *disques épais*, *d*); mais il faut remarquer que leur épaisseur est à peine supérieure à celle des bandes claires, et que leur teinte est loin d'être aussi foncée que celle du disque mince. De plus, quand, par un grossissement suffisant (800 environ), on distingue au milieu du disque épais la *bandelette claire intercalaire* (*i*), ce disque apparaît décomposé en deux lignes grises comprenant une ligne presque blanche.

Les noyaux, volumineux et ellipsoïdes, sont à la périphérie des fibres; leur chromatine, plus condensée au centre, est entourée d'un caryoplasme qui se colore assez par l'hématéine et se différencie nettement du protoplasme enveloppant la substance contractile.

2. *Histolyse des noyaux.*

A peine le sac noir est-il rejeté, que ces muscles entrent en régression; ce sont les noyaux qui se modifient les premiers, mais leur dégénérescence présente des modes extrêmement variés; on peut souvent les trouver réunis sur un même point de préparation.

1° L'hypertrophie est un des plus fréquents symptômes de la dégénérescence nucléaire. Elle est parfois assez considérable pour doubler les dimensions primitives; le noyau devient cependant plus sensiblement sphérique. Dans certains cas, la chromatine est si intimement mélangée au caryoplasme que l'ensemble prend fortement les colorants nucléaires; on peut dire qu'il y a dégénérescence granuleuse hypertrophique du noyau (fig. 1, *a*).

2° Le plus souvent, l'hypertrophie s'accompagne d'une condensation de la chromatine qui figure alors, au centre de la petite masse, une sorte de noyau circulaire dans le noyau primitif; celui-ci est généralement devenu isodiamétral, et il forme, sur le côté de la fibre musculaire, une hernie volumineuse.

Il arrive aussi que le noyau occupe une position terminale par rapport à la fibre (fig. 1, *b*); ceci s'explique en supposant que la fibre s'est rompue au voisinage d'un noyau larvaire

hypertrophié, soit spontanément chez la nymphe, soit par l'effet de la coupe. Mais la première hypothèse est la plus vraisemblable, car il semble bien que la fibre ait subi une sorte d'étirement, par lequel l'ancien noyau tend à s'écarter de la fibre. Il lui est relié par un pédicule rétréci, mince et peu coloré sur lequel se continue la striation; celle-ci est visible, parfois encore, jusque sur le noyau (fig. 1, *c*).

3° Mais, dans ce cas, le noyau larvaire ne tarde pas à se détacher; il simule alors une cellule, d'aspect sombre, que l'on confondrait avec des œnocytes si l'on ne tenait compte de leur mode d'origine, facilement reconnaissable, ainsi que de leur localisation dans le groupe de muscles étudié, et de leur taille bien inférieure (de 12 à 15 μ au lieu de 30 environ).

Avec de grandes variations, principalement dans la dimension, on retrouve des éléments analogues dans tous les muscles en histolyse; ils correspondent à ce que Berlese a décrit sous le nom de *sarcocytes*, ou de *caryocytes*; nous leur conserverons cette appellation qui montre bien leur origine, bien que, chez nos Hyménoptères, ces sortes d'éléments cellulaires n'aient qu'exceptionnellement une existence durable; nous verrons qu'ils dégénèrent pour la plupart assez rapidement, sans donner naissance à de véritables tissus imaginaux [1]. Ils semblent plutôt des corps de rebut expulsés dès le début de l'histolyse; nous avons insisté ailleurs sur la généralité de ce processus dans la métamorphose des organes (00, 01, 02).

Ces sarcocytes que nous venons de décrire sont-ils réellement ici des éléments cellulaires? Il est peut-être difficile de se prononcer catégoriquement; bien qu'ils proviennent uniquement du noyau du muscle, il semble, quand on les examine sans avoir égard à leur origine, que ce soient de véritables cellules à protoplasme très sombre et très colorable (comme celui des œnocytes, par exemple), et dont le noyau ne présente aucune structure distincte.

1. Nous gardons de préférence le nom de sarcocytes pour les plus grosses cellules d'origine musculaire; celui de caryocytes paraît mieux approprié aux cellules plus petites, qui ont un noyau nettement différencié; mais la délimitation est arbitraire; de même entre les caryocytes et les caryolytes.

Dans la région des muscles périrectaux, les sarcocytes sont les plus volumineux de ceux que nous rencontrerons dans la suite. On les retrouve pendant la première partie de la nymphose; mais, au moment environ où la taille (ou *pétiole*) de l'Hyménoptère commence à se dessiner, les sarcocytes disparaissent : leur protoplasme (ou caryoplasme?) s'est éclairci et a pris un aspect vacuolaire, le noyau central s'efface; peu à peu les contours s'estompent, et, à un stade suivant, on ne trouve plus aucune trace de ces éléments. Leur résorption s'est effectuée sans le concours de phagocytes, par une sorte de dissolution dans le liquide cavitaire.

4° Tous les caryocytes ne sont pas circulaires ou elliptiques : on en trouve parfois en forme de croissant (fig. 1, *d*), mais ils ne restent probablement pas longtemps en cet état, car ils se fragmentent facilement (fig. 1, *e*), et ils forment des débris nucléaires auxquels nous appliquerons, avec Berlese, le nom de *caryolytes*.

5° Sur le côté de noyaux larvaires hypertrophiés sur le bord des fibres, j'ai parfois remarqué des expansions en forme de massue, souvent bilatérales, et qui s'avancent, comme des stolons, dans la mince couche de protoplasme péri-fibrillaire; peut-être se détachent-elles ultérieurement du noyau dont elles proviennent (fig. 1, *f*); dans tous les cas, elles sont vouées comme lui à une régression prochaine.

6° Il semble que le processus précédent se rattache à celui du bourgeonnement, nettement observable sur d'autres fibres (fig. 1, *g*). Le noyau musculaire, tout en gardant sa forme primitive allongée, détache des petites sphérules fortement chromophiles, comme tous les caryolytes, et qui peuvent être considérées comme tels : la forme assez régulièrement sphérique leur est cependant spéciale.

7° Plus rarement, c'est le noyau tout entier qui, s'étranglant vers sa région moyenne, donne naissance à deux masses sphériques presque égales, très colorables (moins, cependant, que les caryolytes proprement dits); on ne voit pas au centre de chromatine plus condensée, et l'aspect est à peu près homogène.

8° Enfin, — et cela est extrêmement fréquent, — le noyau musculaire ne subit pas d'hypertrophie; au contraire, il devient plutôt linéaire; mais il ne tarde pas à se fragmenter, et les caryolytes auxquels il donne naissance s'écartent progressivement de leur lieu d'origine en suivant la gaine protoplasmique : ils sont de tailles variables, mais toujours assez petits, souvent réunis par petits groupes de deux ou trois (fig. 1 *k*). Cette régression par fragmentation est une des plus communes.

On voit, par ces exemples que nous aurions pu multiplier, combien sont variés les modes de dégénérescence de noyaux identiques, dans un même groupe de fibres musculaires. Le résultat peut se résumer ainsi : les noyaux, ou fragments de noyaux rejetés hors de la fibre, entrent assez vite en histolyse par régression chimique; ceux qui restent accolés à une fibre ou à un fragment de fibre dégénéreront avec elle.

3. *Histolyse des fibres contractiles.*

Assez longtemps après les noyaux, les fibres se modifient à leur tour; leur striation devient moins nette, puis disparaît; elles se découpent en tronçons de moindre longueur. En même temps, leur diamètre, primitivement considérable, diminue comme à la suite d'une macération qui atteint aussi les noyaux encore accolés à ces fibres. Cette résorption est assez rapide, car ces fibres sont déjà amincies, peu colorables, et prêtes à disparaître, tandis que les gros sarcocytes dont nous parlions plus haut présentent à peine quelques signes de dégénérescence.

A un stade ultérieur, on ne retrouve rien de l'ancienne substance contractile, dissoute dans le liquide du corps; les sarcocytes marquent encore son ancienne place, puis ils disparaîtront à leur tour. Cette région sera du reste considérablement modifiée par le grand développement que prendront l'intestin postérieur et le système génital.

Nous trouvons donc ici l'un des meilleurs exemples d'une histolyse totale de muscles.

4. *Rôle des leucocytes.*

Le tissu adipeux qui remplit toute la région moyenne de la cavité générale chez les larves d'Insectes, ne s'étend pas jusqu'aux deux extrémités du corps; en arrière, par exemple, se trouve ménagée une vaste lacune où l'on rencontre, à tous les stades, un nombre assez considérable de leucocytes circulant avec le liquide cavitaire.

Mais, dès que commence la nymphose, et, avec elle, l'histolyse des muscles périrectaux, on constate facilement que leur nombre a augmenté, soit par affluence, soit à la suite de divisions cellulaires; il n'est pas rare, à ce moment, de trouver des leucocytes en voie de bipartition.

Les leucocytes abondent dans le liquide qui baigne les fibres en histolyse, mais leur répartition reste quelconque; tantôt, — on peut dire le plus souvent, — ils se tiennent à distance des éléments musculaires, tantôt ils côtoient les fibres, sans toutefois s'y appliquer d'une manière particulière, ni même se déformer : le contact, quand il a lieu, paraît de peu d'importance.

Il importe cependant de signaler que, dès ce stade, les leucocytes sont sensiblement plus volumineux qu'auparavant; de plus, ils contiennent d'assez nombreuses vacuoles, dont la substance claire et non colorable est évidemment *liquide*, et ne peut pas être prise pour une inclusion, telle qu'un fragment de tissu ingéré par le leucocyte.

Il semble donc que, pendant ces phénomènes d'histolyse, la nutrition des leucocytes soit très active, — (on n'en rencontre presque plus qui se divisent), — mais on peut affirmer qu'ils ne font point de phagocytose aux dépens du tissu musculaire, et que la régression de ce dernier précède l'intervention leucocytaire. Les leucocytes ne phagocytent point, même ultérieurement, de fragments appréciables de la substance contractile ou des noyaux, et ils ne rentrent qu'accidentellement en contact avec les fibres; ils ne peuvent donc jouer, dans cette histolyse, qu'un rôle secondaire et accessoire.

5. *Musculature intestinale.*

Les muscles péri-intestinaux situés en amont du rectum subissent une histolyse considérable, suivie d'histogenèse : on les retrouve donc chez l'adulte, bien que très modifiés. L'histolyse commence encore par le rejet de sarcocytes d'autant plus volumineux que l'on considère une région voisine du rectum ; ils sont alors identiques à ceux que nous avons décrits et figurés. En regardant des régions de plus en plus antérieures, on trouve des caryocytes et des caryolytes de moindre dimension ; c'est ce que nous avons représenté dans notre premier Mémoire (00, Pl. XXI, fig. 37, 38) ; nous allons constater qu'il en est de même pour tous les muscles de l'abdomen.

Les fibres péri-intestinales se disloquent, s'amincissent, en même temps que les noyaux qu'elles contiennent encore. Mais, au lieu de disparaître, elles acquièrent par la suite un nouvel accroissement, et leurs noyaux se transforment en noyaux imaginaux d'après un processus de subdivision dont nous parlerons plus loin. Toutefois, les fibres imaginales sont moins puissantes, moins larges et moins nettement striées que ne l'étaient celles de la larve.

C. — **Muscles abdominaux postérieurs** (fig. 2).

Nous passons maintenant à l'étude des muscles longitudinaux de l'abdomen, qui suivant leur position dorsale ou ventrale seront extenseurs ou fléchisseurs. Les dernières insertions qu'ils prennent sous l'hypoderme sont sensiblement à hauteur du sphincter rectal, et c'est à ce niveau que nous les examinerons d'abord.

1° *Coupes longitudinales.* — Des coupes longitudinales nous montreront encore de belles fibres striées dont les noyaux, dès le début de la nymphose, présentent un commencement d'hypertrophie. Parfois le protoplasme, au voisinage d'un noyau modifié, présente des vacuoles, et la substance contractile elle-même paraît légèrement altérée (fig. 2, *a*) ; mais les

phénomènes qui se passent dans les noyaux sont toujours les plus intéressants.

Comme précédemment, les noyaux larvaires tendent à s'isoler sous forme de sarcocytes; mais il prédomine une tendance à la fragmentation qui atteint le plus souvent l'élément nucléaire avant qu'il se soit séparé de la fibre; d'où la formation de caryocytes et de caryolytes nombreux.

Si, en se fragmentant, les débris chromatiques restent groupés le long de la fibre, ils occupent la place même du noyau dont ils proviennent; nous retrouvons alors ce que **Korotneff** a appelé *Kernstrang*.

Quelquefois, la masse s'isole plus complètement et prend une forme irrégulièrement ovalaire : les caryolytes qui la composent se disposent de préférence à la périphérie, le centre étant rempli par du plasma, très colorable, soit peut-être aussi par un peu de substance contractile dégénérée, que le noyau a entraînée avec lui. De la sorte se constitue un débris complexe qu'il ne faut pas prendre pour un Körnchenkugel; les caryolytes, à l'extérieur du détritus musculaire, figurent à peu près des leucocytes, qui auraient englobé une parcelle de muscle larvaire. Il suffit de suivre la formation de ces caryolytes multiples pour se convaincre de leur véritable signification; de plus, les leucocytes assez nombreux dans le champ de la préparation servent de terme de comparaison pour constater les dissemblances.

On rencontre des caryolytes de toutes tailles et de toutes formes. Lorsqu'ils sont suffisamment petits, c'est avec des leucocytes isolés qu'il ne faut pas les confondre.

Sur des exemples bien choisis, on peut voir l'ancien noyau larvaire, ou tout au moins ce qui en reste, entouré par les caryolytes qui en proviennent (fig. 2, *a*). Autour de ceux-ci se limitent une zone un peu plus claire, probablement formée par le suc nucléaire, et qui leur donne une apparence de cellules : ce sont des caryocytes, analogues aux sarcocytes décrits plus haut, mais beaucoup moins volumineux; ils sont ici de la grosseur des leucocytes, mais plus foncés, avec un noyau plus colorable qui les fait reconnaître à un examen attentif. Nous

avons intentionnellement représenté (fig. 2) une disposition assez rare, mais qui montre un leucocyte, *l*, engagé au milieu de caryocytes (*c*), dont il se distingue parfaitement.

Ici encore, il ne faudrait pas croire que l'on a sous les yeux un noyau larvaire (*a*) investi par des phagocytes ; les caryolytes sont certainement d'origine endogène, et, nous le répétons, la présence d'un leucocyte, tel que *l*, contractant des rapports étroits avec la fibre en histolyse, est absolument exceptionnelle. Le plus souvent les leucocytes, encore assez nombreux dans le voisinage — mais moins que près des fibres périrectales —, n'entrent pas même en contact avec le muscle en histolyse.

Toujours sur la même préparation, on voit des noyaux larvaires, tels que *f*, qui, sans avoir subi préalablement d'hypertrophie bien notable, se fragmentent en petits bâtonnets, en caryolytes linéaires ou punctiformes. Dans ce cas, il se dessine assez souvent une zone claire, très exiguë, à l'entour de chacun des fragments et même du noyau primitif; cet aspect se retrouvera souvent dans la suite.

Ces petits caryolytes peuvent aussi bien être mis en liberté (fig. 2, k_3) : on rencontre donc, dans cette région, des éléments extrêmement variables de taille et qui se rattachent à un même mode d'origine.

Enfin, dans la gaine protoplasmique des fibres, ou dans le protoplasme inter-fibrillaire lui-même, sont alignés de nombreux petits noyaux dérivant également des noyaux musculaires larvaires; mais, contrairement à tous les caryolytes dont il a été parlé jusqu'ici, ils ne dégénéreront pas, et ils deviendront des noyaux musculaires imaginaux. Il est facile de s'assurer, ici encore, que l'on n'a pas affaire à des leucocytes qui se seraient insinués dans la fibre pour la détruire. La différence d'aspect suffirait à trancher la question, si l'absence ou la rareté extrême de leucocytes, en cet endroit, ne rendaient cette explication invraisemblable *a priori*.

2° *Coupes transversales*. — Les noyaux hypertrophiés présentent sur ces coupes une disposition assez remarquable : le caryoplasme, en augmentant de volume sur le côté de la fibre,

s'étend latéralement, et, se confondant alors avec le protoplasme de la fibre, semble entourer celle-ci à la manière d'un phagocyte (fig. 4, *b*, *g*). Les fibrilles elles-mêmes, noyées dans ce protoplasme, ont tendance à se séparer les unes des autres, ce qui contribue à la dislocation de la fibre larvaire.

Ceci correspond à l'aspect de préparation qui a permis à de Bruyne de décrire une autophagocytose de la partie contractile, plus différenciée et moins vivante, par le noyau lui-même; si l'on préfère, le phagocyte serait d'origine musculaire (phagocytose myoblastique de Metchnikoff).

Que cette action digestive soit réelle ou non, il est certain que le phagocyte n'est pas d'origine extérieure, et que les leucocytes n'y prennent aucune part. — A un autre point de vue, la dégénérescence atteignant le noyau peu après le myoplasme lui-même, cette autophagocytose ne serait ici qu'un premier stade d'une régression chimique.

Comme dans les cas précédents, la chromatine condensée forme rarement une seule masse dans le noyau primitif; soit à la suite d'une répartition primitive, ayant lieu dès le début de la dégénérescence, soit par le fait d'une fragmentation ultérieure, de nombreux caryolytes se disposent à la périphérie du noyau; autour d'eux, on distingue souvent la petite zone claire dont nous avons parlé plus haut, et qui correspond, non pas à une limite cellulaire réelle, mais peut-être à une région où se passent des phénomènes chimiques de régression et de chromatolyse.

La dégénérescence et la disparition finale de ces fibres abdominales postérieures se font comme il a été dit pour les muscles péri-rectaux.

D. — **Muscles abdominaux** (région moyenne), fig. 5, 6, 7 et 8.

D'une manière générale, leur histolyse est moins précoce, moins rapide et moins complète. Au même stade, elle est moins avancée que celle des muscles postérieurs; de plus, elle n'aboutira pas à une destruction totale, mais seulement à une réduction en volume, des fibres et des noyaux.

1° *Pronymphe jeune.* — Néanmoins, il y a destructrion d'un certain nombre de noyaux larvaires : les uns dégénèrent sur place, avec ou sans hypertrophie préalable (fig. 5, *b*, *d*, *e*); d'autres sont rejetés hors de la fibre, et constituent des *caryocytes* (*c*).

La répartition de ces éléments mérite d'attirer l'attention : ils longent la fibre musculaire en s'alignant parallèlement à elle, ou plutôt, ils s'incurvent en un arc dont la concavité est tournée vers la fibre; les deux extrémités sont contiguës à cette fibre, et, dans le voisinage des points de contact, on trouve généralement un noyau larvaire, parfois en voie de division directe (*g*). Tous ces faits montrent bien l'origine de ces caryocytes, détachés en série de la fibre musculaire.

La régularité de cette disposition n'est pourtant pas absolue; elle ne saurait d'ailleurs se maintenir longtemps. Aussi voit-on de ces caryocytes, séparés de leurs voisins, et devenant amiboïdes dans le liquide du corps; encore une fois, il ne faut pas les confondre avec les leucocytes, clairs et de taille inférieure, très rares en cette région, ni avec les œnocytes qui sont beaucoup plus volumineux.

Les noyaux larvaires produisent également, par division directe (fragmentation ou bourgeonnement), des éléments nucléaires beaucoup plus petits, qui ne quittent point la fibre, et constitueront les noyaux imaginaux; encore réunis par petits groupes, ils s'écartent peu à peu les uns des autres : on ne leur discerne pas encore de structure (*p*).

La fibre, au stade que nous venons de décrire, présente encore une striation perceptible; elle a gardé sa forme et ses dimensions primitives.

2° *Nymphe jeune.* — Au moment où la forme de l'adulte commence à se dessiner — (stade 7 du tableau synoptique de notre premier Mémoire, 00) — les muscles dorsaux de l'abdomen subissent leur principale transformation : les fibres ont perdu toute striation transversale et se sont morcelées longitudinalement en faisceaux plus étroits, lesquels formeront des fibres imaginales (fig. 6).

Les fragments chromatiques, issus des noyaux larvaires,

présentent maintenant une organisation bien distincte. Ils ont un peu grossi, tout en restant allongés : à l'intérieur d'une très fine membrane, leur contenu s'est résolu en fragments excessivement ténus, rangés linéairement, en une ou en deux files assez régulières. Ces noyaux ne se modifieront presque plus, et lorsque la striation transversale réapparaîtra vers la fin de la nymphose, la fibre sera définitivement constituée.

Les caryocytes ont, de bonne heure, perdu leur disposition primitive; mais, tout en se séparant les uns des autres, ils forment encore des amas dissociés correspondant aux muscles dont ils se sont détachés, et ils en reproduisent la disposition métamérique, soit un groupe par segment. Comme les sarcocytes de la région rectale, dont ils ne diffèrent que par leurs moindres dimensions, ils vont dégénérer et se résorber dans le liquide cavitaire, mais plus rapidement encore. Ils présentent déjà des signes de régression : vacuolisation, éclaircissement de leur plasma; leur noyau central garde encore quelque temps l'aspect granuleux qu'il avait acquis tout d'abord; parfois cependant, il devient opaque et rentre manifestement en chromatolyse (fig. 6, *c'*).

C'est à ce stade que la confusion avec des leucocytes serait la plus facile, si leur origine n'avait été suivie pas à pas. Les leucocytes sont un peu plus petits, bien que leur taille se soit légèrement accrue; ils sont beaucoup plus clairs et ils présentent de nombreuses vacuoles dont le contenu, liquide et non colorable, ne peut pas être pris pour des débris de tissus; ils contiennent parfois de véritables inclusions, mais toujours extrêmement petites. Leur nombre est resté fort minime, et leurs rapports directs avec les fibres musculaires sont très rares.

3° *Muscles subissant une histolyse plus considérable.* — Même dans un muscle qui ne disparaît pas, mais qui subit une simple métamorphose, certaines fibres peuvent être complètement résorbées. Sur les mêmes préparations, et aux mêmes stades, d'autres groupes musculaires, — particulièrement dans la région ventrale de l'abdomen, — subissent des remaniements plus considérables. Les mêmes phénomènes se retrouvent, mais plus

intenses et avec toute la collection de leurs variétés. On s'en rendra compte par l'examen des figures 7 et 8. Le noyau larvaire donne des fragments de dimensions et d'aspect variables (caryocytes et caryolytes); les caryocytes semblent eux-mêmes se diviser directement; quant aux caryolytes, beaucoup plus nombreux, ils ne sont pas toujours rejetés hors de la fibre; mais, passant entre les fibrilles, ils semblent contribuer à la dislocation de l'élément contractile. Malgré le morcellement de celui-ci, on reconnaît encore pendant quelque temps la trace de sa forme primitive, mais les contours sont pour ainsi dire estompés et sans netteté : on assiste à une dissolution progressive qui atteint d'abord la fibre, puis les déchets du noyau larvaire [1].

On reconnaît cependant, parmi les petits noyaux, de véritables noyaux imaginaux qui échapperont à la destruction et qui s'organiseront comme il a été décrit plus haut. Autour d'eux se formera une fibre imaginale, élaborée sans doute par le protoplasme vivant qui les entoure, mais avec utilisation des anciens matériaux larvaires; aussi, la transformation se fait-elle sur place, avec une étonnante rapidité.

Les leucocytes sont encore plus rares que dans les cas précédents.

Cette histolyse plus complète nous amène naturellement à parler des muscles du thorax.

E. — **Muscles thoraciques** (fig. 9 et 10).

Chez la larve, les muscles des premiers segments du corps n'ont pas plus d'importance que ceux de l'abdomen; ils constitueront chez l'adulte de puissants faisceaux remplissant presque toute la cavité thoracique, et actionnant les ailes (muscles vibrateurs). Cette adaptation nouvelle entraîne une modification totale du plan primitif, et une histolyse intense suivie d'histogenèse, que nous décrirons en deux périodes.

1° *Histolyse prédominante* (fig. 9). — Elle commence une des

1. En prenant pour des leucocytes les innombrables fragments nucléaires entremêlés aux débris de fibres, on a pu décrire dans ces muscles une intense

premières, toujours par une fragmentation du noyau. Les caryolytes sont ici de petite taille, plus petits que des leucocytes, mais, en revanche, ils sont extrêmement nombreux. — Sur les bords du faisceau musculaire, on les voit encore se détacher en longues files aplaties; eux-mêmes sont comme laminés; mais, entre les fibres, ils prennent les formes sensiblement isodiamétrales; bien qu'ils soient pressés les uns contre les autres, et, par suite, polyédriques, on discerne un sens général d'alignement, parallèle aux fibres voisines: cette disposition persiste assez longtemps.

Les fibres larvaires sont vaguement reconnaissables ainsi que certains des noyaux primitifs, où l'on ne discerne pas encore la formation des noyaux imaginaux.

Les leucocytes sont d'une extrême rareté dans toute cette région en histolyse.

2° *Histogenèse prédominante* (fig. 10). — Après l'apparition, dans les noyaux larvaires, de ces bâtonnets chromatiques qui forment les noyaux imaginaux, et dont nous avons décrit ailleurs la curieuse origine (00. Pl. XXII, fig. 51), les phénomènes d'histogenèse marchent assez vite. L'ancienne substance contractile semble s'être répartie d'elle-même en bandelettes plus étroites, figurant déjà les fibres imaginales : dans chacune d'elles on voit un noyau en voie de constitution définitive. Dans quelle mesure la nouvelle fibre provient-elle de l'ancienne et quelle part revient à une élaboration spéciale du myoblaste imaginal, c'est ce qu'il est très difficile de décider.

Ce remaniement s'accompagne du reste, pour certains faisceaux, d'un changement complet d'orientation, puisqu'il existe, dans le thorax de l'adulte, des groupes de muscles vibrateurs ayant des directions perpendiculaires entre elles. Mais ces faits se passent si rapidement, qu'on pourrait les comparer à un travail à l'emporte-pièce: ils sont, de plus, si délicats qu'on ne s'en aperçoit qu'une fois qu'ils sont, sinon achevés, du moins très avancés.

Les nouvelles fibres sont séparées les unes des autres par la

phagocytose. Il n'en est absolument *rien*. Ceci est un des points sur lesquels nous précisons les réserves émises dans un précédent travail.

masse des petits noyaux précédemment éliminés. A-t-on affaire à de simples débris nucléaires (caryolytes), ou a des éléments qui s'organisent provisoirement en cellules, ou en pseudo-cellules (caryocytes)? Il nous semble impossible de se prononcer catégoriquement. Leurs aspects sont assez variables, et leur description devient difficile dès qu'on les examine attentivement. Tantôt le petit débris est homogène, fortement colorable; tantôt il se différencie en une zone plus claire avec un noyau central plus sombre, plus ou moins nettement délimité (fig. 9 et 10). Quoi qu'il en soit, ces éléments sont, par leur origine et leur signification, les homologues des caryocytes et des sarcocytes précédemment décrits.

Disons de suite qu'ils disparaîtront sur place, entre les fibres du faisceau musculaire : de stade en stade, on constaste que leur nombre va diminuant; ils subissent donc une véritable dissolution sans intervention d'éléments étrangers, ni de leucocytes en particulier. En même temps la fibre imaginale grossit un peu et acquiert sa structure définitive.

Les petits caryolytes ne sont pas les seuls éléments interposés entre les fibres thoraciques : on rencontre aussi, mais beaucoup plus rarement, des masses plus volumineuses, rappelant davantage les noyaux larvaires qui les a produites. Elles présentent différents aspects de régression que nous avons représentés (dégénérescence granuleuse, fragmentations diverses : fig. 10).

Vers la fin de la nymphose, il ne reste aucune trace de ces divers caryolytes : l'espace devenu libre entre les fibres des faisceaux musculaires est alors rempli par le contenu granuleux de cellules adipeuses diffluentes, ou, si la place est suffisante, par ces cellules elles-mêmes. Mais, dans la suite, la structure du muscle devient plus compacte, et ces éléments conjonctifs tendent à disparaître à leur tour.

Les leucocytes n'ont participé en aucune manière à l'histolyse, ni à l'histogenèse.

F. — Muscles de la région antérieure (fig. 14).

Nous réunissons ici, pour éviter des répétitions fastidieuses et inutiles, deux groupes de muscles distincts qui subissent une semblable histolyse : ceux qui actionnent les pièces de la bouche, et ceux de la région tout à fait postérieure de la tête.

Ces derniers sont, chez la larve de Guêpe, dans le prolongement des muscles longitudinaux du corps : mais, après avoir pris insertion sur l'hypoderme, ils s'infléchissent de manière à constituer en avant du thorax des faisceaux dorso-ventraux relativement très puissants. Il existe ainsi, immédiatement en avant du tentorium, une sorte de pont musculaire dont les deux extrémités aboutissent aux mêmes points que les muscles dorsaux et ventraux; il s'insère dorsalement en un endroit qu'une certaine analogie de forme pourrait faire comparer à la nuque.

Comme l'hypoderme est constitué dans cette région, par une assise régulière de cellules cubiques bien distinctes, il est intéressant de voir comment les fibres musculaires s'y rattachent.

Dans le voisinage de l'insertion du faisceau de fibres, les limites des cellules de l'hypoderme deviennent indistinctes, au moins après fixation au sublimé : l'épithélium est représenté par une couche légèrement épaissie où les noyaux cellulaires marquent seuls, par leurs intervalles réguliers, la place des cellules correspondantes. Lorsque l'épithélium, en s'invaginant, dessine une ébauche d'apodème, où s'insèrent également des fibres, la dépression est souvent remplie par un épaississement chitineux; la chitine, en cette région, semble adhérer sur le plateau des cellules, un peu plus fortement que dans les points voisins.

Du côté interne, la fibre musculaire paraît en continuité parfaite avec la bande épithéliale nucléée; l'une et l'autre prennent le colorant de la même manière. La fibre ne se prolonge pas à travers l'épithélium; la striation, en particulier, s'arrête à la base des cellules. Il est vrai que celles-ci sont modifiées et participent en quelque sorte à la constitution de la fibre prolongée.

L'histolyse des muscles céphaliques a pour caractère particulier le grand nombre et l'exiguïté des caryolytes; cette tendance du noyau larvaire à la fragmentation doit commencer avant la nymphose, car il est fréquent de rencontrer dans la couche de protoplasme de petits noyaux que Terre (99), l'un des premiers, a signalés chez l'Abeille. — Il faut noter aussi que les noyaux musculaires primitifs ne subissent pas ici de dégénérescence hypertrophique

La dislocation des fibres et des éléments nucléaires se fait d'une manière parallèle. A peine la sécrétion des glandes salivaires est-elle épuisée, — ce qui peut marquer le début du stade pronymphe, — les muscles céphaliques se partagent en fibres, et les fibres se décomposent elles-mêmes en colonnettes de plus en plus petites. Simultanément, les noyaux larvaires se sont fragmentés en petits éléments qui se repartissent à la périphérie de la fibre : ils ne pénètrent à son intérieur qu'à mesure de sa dislocation. Les caryolytes, malgré leur nombre, ne forment pas ici une masse aussi compacte que dans les muscles du thorax : de plus ils ne prennent pas entre eux, ni par rapport à la fibre, la même indépendance. Le plus souvent, ils restent accolés au fragment de substance contractile, ou s'en séparent à peine; leurs formes, leur grandeur et leurs dispositions sont extrêmement variées, comme on s'en assure par l'examen de coupes transversales (fig. 14. A. B. C).

On retrouve parfois des fragments un peu plus volumineux qui représentent des restes de noyaux larvaires, plus ou moins reconnaissables; ils sont généralement en voie de division ou de fragmentation (fig. 14. B).

Exceptionnellement, de véritables sarcocytes, comparables à ceux de la région moyenne de l'abdomen, peuvent se détacher de la fibre; comme ils sont à peu près de même dimension que les leucocytes, il importe de ne pas les confondre, surtout quand ils restent accolés aux débris de substance contractile. Il arrive en effet quelquefois, à un stade plus avancé, que le myoplasme se résolve en petites sphérules, ou *sarcolytes*. Mais avant de se séparer, ces sarcolytes restent quelque temps réunis en une sorte de petite boule à laquelle un sarcocyte est

parfois encore accolé, en l'entourant plus ou moins complètement. Si l'on se méprenait sur la nature de ces éléments, on croirait avoir affaire à un Körnchenkugel, c'est-à-dire à des sarcolytes englobés par un leucocyte. Un examen attentif montre l'inexactitude de cette interprétation; d'ailleurs tous les auteurs (Terre, Anglas, Pérez, Berlese) sont d'accord pour constater qu'il n'y a point de Körnchenkugeln chez les Hyménoptères.

Le plus souvent les fibres se résolvent en sarcolytes arrondis de moins en moins gros [1], entre lesquels circulent de très petits caryocytes ou caryolytes, enfin mis en liberté. La masse totale de l'ancien muscle a notablement diminué, par suite d'une résorption progressive qui l'aura complètement fait disparaître aux stades suivants.

Les caryolytes régressent généralement sur place; il est pourtant assez fréquent de retrouver çà et là, dans la tête et même dans le thorax, alors que les anciens muscles céphaliques ont déjà totalement disparu, des fragments nucléaires de fort petite taille répandus parmi les cellules adipeuses et les leucocytes, dont ils se distinguent absolument. Ces caryolytes disparaissent, avant la fin de la nymphose, ainsi que les dernières traces de caryolytes ou de sarcolytes.

Rôle des leucocytes. — Les choses se passent très sensiblement de même pour les muscles qui vont aux mandibules ou à la bouche, et pour les muscles de la nuque, ou juxta-tentoriaux; à une différence près cependant, car les leucocytes, relativement rares autour des premiers, abondent comme nulle part ailleurs au voisinage des seconds. Il est vrai que cette région est celle de la lacune antérieure où aboutit le vaisseau dorsal, immédiatement en avant des cellules péricardiques dont un des rôles est, semble-t-il, de produire des leucocytes. La présence de ces derniers est constante et normale.

On doit cependant remarquer, dès le commencement de la métamorphose, un accroissement dans le nombre de ces éléments migrateurs, ce qu'on peut attribuer à leurs divisions

1. Ce sont les *sferule di granuli* de Berlese.

réitérées aux stades précédents. Mais, presque immédiatement, ils augmentent considérablement de taille, leur diamètre variant du simple au double; en même temps il se forme à leur intérieur des vacuoles plus nombreuses, plus distinctes et plus grosses que dans les leucocytes des autres régions. Le liquide de ces vacuoles paraît être un résidu de désassimilation : il n'existe, à leur intérieur, aucune particule solide. On voit cependant quelques inclusions, dans la zone périphérique du protoplasme de quelques leucocytes; mais elles sont rares[1], de taille extrêmement petite (fig. 16), et, en admettant que ce soient des débris tissulaires ingérés par phagocytose, le rôle de ce processus n'en serait pas moins accessoire et insignifiant. Étant donné l'accroissement considérable des leucocytes, leur mode de nutrition principal doit être autre, et l'on peut penser qu'ils puisent leur nourriture dans les substances solubilisées, provenant de l'histolyse, et qui se répandent dans le liquide cavitaire ambiant.

Lorsque l'histolyse est terminée, les leucocytes reprennent peu à peu leurs dimensions et leur aspect ordinaires.

G. — Muscles des appendices.

Indépendamment des muscles imaginaux qui procèdent de la métamorphose de muscles larvaires, il en est d'autres qui s'édifient directement aux dépens d'éléments restés embryonnaires pendant la vie larvaire et une bonne partie de la nymphose. Ce sont, en particulier, les muscles des pattes. Chez la larve, on voit à la base des bourgeons de ces appendices un amas de cellules mésodermiques où il est assez difficile de distinguer les véritables leucocytes des futurs myoblastes. Mais, à mesure que l'on se rapproche du moment de la nymphose, cette distinction devient plus facile; les leucocytes augmentent de volume, forment des vacuoles et restent plus clairs, tandis que les myoblastes sont plus foncés et fusiformes; bientôt ceux-ci s'alignent dans le sens des fibres qu'ils vont élaborer et

1. Exceptionnellement, nous en avons trouvé plusieurs à la périphérie d'un même leucocyte.

constituer; on retrouve à l'intérieur des membres, qui s'allongent considérablement, des muscles en histogenèse assez semblables à ceux que j'ai décrits plus haut; ils sont d'ailleurs mélangés à des leucocytes qui ont pénétré en même temps qu'eux dans les bourgeons.

II

TISSU CONJONCTIF; TUBES EXCRÉTEURS ET GLANDES SÉRICIGÈNES.

A. — Tissu adipeux.

Les modifications subies par les cellules adipeuses donnent encore lieu à quelques divergences d'interprétation. Berlese a publié, sur l'évolution de ce tissu chez les Insectes, un intéressant et volumineux Mémoire (99,01); il nous sera commode de rapprocher nos résultats des siens, afin d'en constater la concordance.

1° *Cellules excrétrices.* — Les cellules excrétrices ou *cellules uriques*, sont des cellules modifiées du corps adipeux lui-même; mais leur spécialisation a pour conséquence une évolution différente qui augmente de plus en plus les dissemblances.

L'identité d'origine et de nature est bien démontrée par l'exemple de *Hylotoma Rosæ*, Hyménoptère dont les cellules excrétrices ne sont qu'une portion différenciée de cellules adipeuses elles-mêmes. Cette partie, isolée par une mince membrane, est appliquée sur le bord de la cellule-mère et possède un petit noyau autour duquel s'accumulent les granulations uriques : cela s'est produit par une division cellulaire inégale, suivie d'une séparation incomplète.

L'aspect de préparation décrit et figuré par Berlese correspond à ce que j'avais déjà vu chez la Guèpe; mais je pensais que la cellule excrétrice, plus petite, avait pénétré sur le territoire de la cellule adipeuse; l'interprétation de l'auteur italien me paraît maintenant préférable. Il n'en est pas moins vrai que les cellules adipeuses situées au voisinage immédiat des cellules excrétrices, sont généralement privées de noyaux et

semblent en régression; peut-être y a-t-il là une action d'intoxication de la part des cellules uriques; mais ce point demande encore vérification.

Les cellules à urates, débarrassées de leurs excreta, disparaissent à la fin de la nymphose, peu avant l'éclosion; elles deviennent pâles et vacuolaires, et subissent une histolyse simple, sans intervention de leucocytes.

2° *Granules albuminoïdes.* — Dès la fin de la phase larvaire apparaissent dans les cellules adipeuses des granulations d'une nouvelle substance de réserve, non plus graisseuse, mais albuminoïde; elles retiennent la coloration de l'hématéine comme le ferait du protoplasme cellulaire. Ce sont elles qui avaient été prises par **Viallanes** pour des cellules embryonnaires d'origine endogène et qui furent décrites ensuite par d'autres auteurs comme des phagocytes ayant pénétré de l'extérieur, ou même comme des Kõrnchenkugeln.

Berlese a bien démontré leur origine endogène, ainsi que leur nature non cellulaire. Cet auteur a reconnu la présence, dans le liquide cavitaire des larves ayant atteint leur maximum de développement, d'une substance liquide éminemment assimilable qui pénètre par osmose dans la cellule adipeuse; elle s'y répartit en petites sphères de tailles variables, souvent disposées avec régularité autour du noyau. Cette substance subit alors une sorte de fermentation albuminoïde, soit diffuse dans la masse, soit centralisée en un ou plusieurs points distincts de la petite sphère. Il s'ensuit que tantôt la colorabilité de cette particule de réserve sera homogène, et tantôt qu'elle se concentrera aux points où la fermentation est plus active. Dans ce dernier cas, ces points, qui se colorent plus fortement, figureront dans la petite sphère des apparences de noyaux, un ou plusieurs *pseudo-nucléus*. Ainsi se complétera la ressemblance, d'ailleurs trompeuse, du granule albuminoïde avec une cellule. La forme, le nombre et l'aspect de ces organites varient suivant les espèces, et même suivant les cellules considérées; mais le phénomène est, dans ses traits essentiels, commun à tous les Insectes.

Le tissu adipeux de la Guêpe présente des granules albumi-

noïdes de taille assez restreinte, mais qui, examinés avec soin, reproduisent les différents aspects signalés par Berlese. Nous en avons figuré un certain nombre sur les figures 5 et 6.

Certains de ces granules albuminoïdes ont une affinité remarquable pour la safranine : les doubles colorations à la safranine anilinée et au Lichtgrün les mettent en parfaite évidente. Cette méthode permet de saisir leur différenciation dans la cellule adipeuse larvaire elle-même, lorsque les granules sont encore rares et de petite taille; elle montre l'apparition des pseudonuclei, puis la diminution de ces organites à la fin de la nymphose, et leur disparition totale chez l'adulte.

3° *La cellule adipeuse subit-elle une histolyse?* — On admettait autrefois que les cellules adipeuses se désagrégeaient pendant la nymphose; puis on crut à une histolyse par phagocytose. Actuellement, certains auteurs, tels que Berlese, soutiennent que l'élément adipeux larvaire se conserve chez l'Insecte jusqu'après l'éclosion. Ce résultat est certainement vrai pour nombre d'Insectes, mais il ne doit pas être généralisé.

Il est exact, en effet, que beaucoup de cellules adipeuses conservent l'intégrité de leur membrane jusqu'aux derniers stades de la nymphose et même plus tard chez l'adulte; mais il m'a paru tout aussi évident chez la Guêpe que la membrane cellulaire se rompt très souvent, laissant échapper le contenu granuleux dont j'ai parlé ci-dessus. Cette diffluence, absolument constante pour des endroits déterminés (abdomen, intervalles des fibres musculaires thoraciques), ne me paraît pas imputable au fait de la coupe (01); elle semble plutôt caractériser une dégénérescence de l'élément cellulaire.

En examinant même les cellules les plus intactes, on acquiert de plus la conviction qu'elles sont en régression au point de vue de la vitalité et de l'activité cellulaires : le protoplasme, extrêmement réduit, est condensé autour du noyau, tout le reste étant rempli de substances inertes de réserve. Le noyau a subi, lui aussi, des modifications qui le rendent méconnaissable : il s'est aplati, étiré et ramifié suivant des formes compliquées; dans l'ensemble, il a diminué de volume. Tout en tenant compte du résultat que donnent des coupes minces et parallèles dans

un noyau ramifié, il est facile de s'assurer qu'il existe une réelle fragmentation du noyau larvaire primitif. L'élément adipeux de la larve est donc considérablement transformé; il ne donnera pas naissance à un tissu adipeux imaginal; il peut être considéré, par suite, comme rentrant dans une phase de dégénérescence cellulaire et d'histolyse.

En nous séparant ici de l'interprétation de **Berlese**, nous nous trouvons d'accord avec M. le professeur **Henneguy** (00), que l'étude du corps graisseux des Muscides a conduit à des conclusions analogues, et avec **Koschevnikov** (00), dont les observations ont porté sur l'Abeille.

4° *Le tissu adipeux imaginal.* — En désignant ainsi, non pas ce qui peut subsister, chez l'adulte, de tissu adipeux larvaire, mais un tissu adipeux de nouvelle formation, on doit dire qu'il n'en existe pas toujours.

Chez les Diptères, notamment chez *Calliphora erythrocephala*, où **Berlese** a suivi de près son évolution, le tissu adipeux imaginal se forme aux dépens de noyaux d'origine musculaire, de caryocytes, qui, retournant à l'état embryonnaire, prolifèrent par divisions directes, puis indirectes, se groupent en colonnettes et se chargent de réserves adipeuses. Le tissu imaginal coexiste alors, chez l'adulte, avec le tissu larvaire. D'autres fois, les mêmes éléments restent indépendants, amiboïdes, et forment des cellules conjonctives libres dans la cavité générale.

Il se passe quelque chose d'analogue chez les Hyménoptères que nous avons étudiés, avec cette différence que la plupart des éléments dérivés des muscles larvaires n'ont qu'une existence assez courte, et qu'ils rentrent généralement en histolyse pendant la vie nymphale. Toutefois on retrouve chez la nymphe déjà formée, mais encore blanche, de rares sarcocytes ou caryocytes de moyenne taille, qui ont échappé à la destruction; chez la Guêpe, ils avoisinent de préférence la région ventrale de l'abdomen. Plus tard, c'est-à-dire un peu avant l'éclosion, on constate que leur nombre a augmenté, ainsi que leur volume. Ces caryocytes constituent dès lors un tissu conjonctif dissocié, à éléments amiboïdes : ceux-ci ressemblent, en plus petit, aux œnocytes de la larve et de la pronymphe; mais la confusion est

impossible, vu que les véritables œnocytes ont, à ce stade, disparu depuis longtemps (voir ci-dessous au § 5°). — Les cellules conjonctives de nouvelle formation sont entremêlées aux anciennes cellules adipeuses larvaires; elles se logent volontiers dans les intervalles laissés par ces éléments arrondis et remplissent les vides assez exactement.

C'est sous cette forme de tissu conjonctif dissocié qu'on les retrouve chez l'adulte; leurs éléments ont encore grossi et se sont multipliés, mais les rapports restent les mêmes, comme je l'ai constaté chez la Guèpe, le Frelon et l'Abeille. Il serait toutefois exagéré de parler d'un tissu adipeux imaginal.

Enfin, si l'on étudie la structure du corps d'un Microlépidoptère adulte, tel que *Erioptera calthella*[1], on ne retrouve, dans la cavité très réduite du corps de ce petit Insecte, aucun reste de tissu adipeux larvaire (fig. 11). Mais le long des fibres imaginales, on voit accolés des groupes de cellules dont l'aspect et la disposition reproduisent exactement ce que nous avons vu précédemment aux stades de nymphose. Ce sont là, sans doute, les caryocytes qui ont persisté au lieu même de leur origine et qui se différencient plus ou moins en tissu de réserve : on remarque, en effet, que leur aspect légèrement vacuolaire et que leur allure générale sont comparables à ce que Berlese a décrit pour le tissu adipeux imaginal.

5° *Œnocytes.* — Les œnocytes sont de volumineuses cellules amiboïdes disséminées dans le tissu adipeux de l'abdomen, chez la larve et chez la nymphe : leur fonction n'a pu être déterminée jusqu'à présent. Pendant une longue période de la vie de l'Insecte, ils subsistent sans présenter de modifications appréciables. — Vers la fin de la nymphose, lorsque la taille de l'Hyménoptère commence à se pédiculiser, ils rentrent en régression : le noyau, jusqu'alors ovoïde régulier, se déforme et perd la netteté de ses contours; le protoplasme, qui se colorait énergiquement, reste plus pâle sous l'action des mêmes réactifs, et on y perçoit l'apparition de vacuoles.

A ce moment, il n'est pas rare — sans que ce fait soit abso-

1. J'en dois des spécimens à l'obligeance de M. le professeur Giard.

lument général — que quelques leucocytes se trouvent dans le voisinage de l'œnocyte, ou même qu'ils prennent contact avec lui. Mais l'altération de l'œnocyte est primitive, et l'intervention leucocytaire est toujours des plus restreintes. — La disparition de l'œnocyte, après ce stade, est extrêmement rapide et ne saurait être attribuée à de la phagocytose. Il est cependant vraisemblable que de minuscules débris de l'organite, en voie de dissolution et d'histolyse, sont utilisés par les leucocytes.

Rien ne justifie donc l'assertion par laquelle **Pérez** (01) termine une note récente, sans donner d'ailleurs aucune description ni la moindre explication. Il ne suffit pas de répéter une formule quasi dogmatique, telle que « phagocytose leucocytaire », pour entraîner la conviction et pour tenir lieu de preuves. Celles-ci deviennent particulièrement indispensables depuis que de nombreuses observations, tant en France qu'à l'étranger, s'accordent à contester le rôle, et tout au moins l'importance de la phagocytose dans les processus de l'histolyse.

B. — Tubes de Malpighi. — Glandes séricigènes.

1° *Glandes séricigènes* (fig. 13). — A peine ont-elles achevé de sécréter la soie dont l'Insecte se tisse un léger cocon dans sa logette, que leur régression commence spontanément, avant toute intervention leucocytaire. On observe une dégénérescence granuleuse des noyaux, à la suite de laquelle ils se disloquent en prenant les formes les plus variées. Les limites des cellules entre elles deviennent indistinctes, ainsi que leurs contours, vers l'intérieur et vers l'extérieur du tube. A l'intérieur, il s'établit une sorte de continuité entre le liquide de sécrétion qui remplissait encore le tube, et les territoires cellulaires; à l'extérieur, c'est avec le liquide cavitaire. En même temps apparaissent des vacuoles, d'abord dans le contenu de la glande, puis dans l'ancien protoplasme dégénéré.

D'autre part, de nombreux leucocytes se groupent autour de l'organe en histolyse, et, comme ces limites sont devenues imprécises, ils peuvent, sans avoir à traverser de membranes, pénétrer jusqu'entre les anciens noyaux; ceux-ci sont alors en

pleine chromatolyse. Les leucocytes ont encore ici la dimension et l'aspect dont j'ai parlé à propos de l'histolyse des muscles. Mais il faut remarquer leur nombre plus considérable et leurs rapports beaucoup plus intimes avec l'organe (fig. 13).

Il semble donc que l'on aille assister à une phagocytose bien caractérisée. C'est ce que soutient **Pérez** dans une note récente (01), et à l'appui de son dire, il remarque dans les leucocytes, l'existence d'inclusions, les unes éosinophiles, les autres chromatiques, qui représentent respectivement des fragments de cytoplasme et de noyau ingérés.

Mais des objections et des restrictions s'imposent : tout d'abord, il est inexact que les tubes larvaires gardent leur intégrité histique jusqu'au moment de l'invasion leucocytaire. Les leucocytes arrivent relativement trop tard, et en trop petit nombre au début, pour qu'on y reconnaisse les auteurs de la perforation et de la destruction des membrane scellulaires. Les noyaux, en particulier, sont en pleine régression *avant* que les premiers leucocytes aient pu s'en approcher.

De plus, les inclusions que l'on observe réellement dans les leucocytes sont trop petites, et, somme toute, en nombre trop restreint pour correspondre à la quantité du tissu détruit. En admettant que ces particules éosinophiles ou chromatiques sont réellement des fragments de ces organes larvaires — (je ne sache pas que l'on ait directement observé la phagocytose) —, cette action digestive directe est tardive et minime.

Enfin, l'histolyse s'achève rapidement, sur place, par une véritable dissolution, en présence de leucocytes dont le nombre est assez grand, mais trop restreint néanmoins pour ingérer la masse infiniment plus considérable des glandes séricigènes.

Tubes de Malpighi (fig. 14). — Comme le dit **Pérez** (01), la même description peut s'appliquer mot pour mot à leur histolyse.

Nous remarquerons cependant que le contour extérieur de l'organe se maintient ici plus longtemps, ce qui réfute directement l'hypothèse d'une action leucocytaire initiale sur les membranes cellulaires ou sur les noyaux, tout au moins d'une

action agressive et phagocytaire. A l'intérieur du tube de Malpighi, les membranes des cellules se résorbent *spontanément*, et des vacuoles de grande taille se produisent dans la masse protoplasmique confluente (fig. 12).

Les noyaux dégénèrent de deux manières différentes, soit en devenant granuleux et diffluents, soit en subissant une condensation, à la suite de laquelle ils prennent les colorants avec une grande intensité; ceci n'exclut pas la fragmentation, et l'on retrouve de place en place de petits caryolytes.

Les leucocytes, pendant ce temps, investissent l'organe larvaire, mais en moins grand nombre que précédemment.

Lorsque la dégénérescence s'est accentuée, les leucocytes pénétreront sur le territoire de l'organe, mais d'une manière restreinte, et, pour ainsi dire, timide. Cela n'empêche que l'histolyse s'achève rapidement et suive de très près celle des glandes séricigènes; elle présente le même caractère de dissolution dans le sérum cavitaire.

Cellules péricardiales. — Situées de part et d'autre du vaisseau dorsal, elles forment, dans la région antérieure du thorax, chez l'adulte, une assise régulière comprise dans une fine membrane à double feuillet : membrane, contours cellulaires et noyaux sont absolument nets et délimités.

Lorsque commence l'histolyse des muscles thoraciques et céphaliques, on constate que les membranes limitantes ont disparu, que les noyaux hypertrophiés contiennent une chromatine pulvérisée, et qu'ils perdent la netteté de leurs contours. Il en est de même pour les cellules elles-mêmes qui deviennent vacuolaires (fig. 15).

Les leucocytes sont nombreux en cette région, mais ils n'entrent pas en contact avec ces éléments en histolyse.

Conclusions.

La présence presque constante et l'affluence fréquente des leucocytes au voisinage des organes en histolyse nous ont amené à penser que les leucocytes n'étaient pas absolument étrangers à cette dégénérescence : ce que nous avons expliqué par une

action digestive à distance, ou, si l'on préfère, par une sécrétion interne qui modifierait le liquide cavitaire, et lui permettrait de dissoudre l'organe mortifié. L'arrêt de la fonction et l'intoxication interne, constatée par les physiologistes au moment de la nymphose, suffisent à expliquer cette mortification, cette nécrobiose[1].

Les leucocytes profitent de la résorption de l'organe et ils augmentent de volume : c'est en ce sens que l'on peut comprendre la lyocytose.

Nous reconnaissons toutefois que le chimiotactisme exercé sur les leucocytes n'a pas la même intensité pour tous les organes en histolyse. Pour les muscles, il est considérable, faible ou nul, suivant les cas; pour les glandes de la soie et les tubes excréteurs, il est grand, mais inégal.

Il faut donc admettre que les actions dissolvantes s'exercent à distance, ou, ce qui est probable, que l'ensemble des tissus vivants concourt à composer le liquide cavitaire actif.

Sans nier que les leucocytes soient capables d'agir comme phagocytes, nous constatons, dans le cas étudié au cours de ce travail, que leur action ne peut être que minime, et, de plus, toujours secondaire à une régression spontanée.

Ce qui précède montre que nous ne pouvons pas adopter une théorie des métamorphoses, naguère proposée par **Pérez** (99), et qui, dès l'origine, a rencontré les très vives critiques de savants tels que MM. **Giard** (00) et **Bataillon** (00); nous voulons parler de la « crise de maturité génitale ». Nous n'y serions pas revenu si **Le Dantec** (02) n'y faisait encore allusion dans une récente publication. — Toute théorie générale devant s'appliquer aux cas particuliers dont elle est la synthèse, voyons, au point de vue des faits, comment celle-ci correspond à ce que nous avons observé.

Tout d'abord, les métamorphoses décrites plus haut ont lieu chez des Hyménoptères qui restent toute leur vie des neutres, et pour lesquels il n'y a ni crise, ni maturité génitale. Voici pour le déterminisme de la métamorphose.

1. **P. Bert** (85). **Bataillon** (93, 95), **Terre** (98).

En second lieu, voici pour le processus : la théorie de la maturité génitale suppose que le développement des gonades retentit, par l'intermédiaire des disques imaginaux, sur les leucocytes, et que ceux-ci, surexcités par des stimulines, agissent comme phagocytes. Or, nous avons constaté la part excessivement restreinte d'une phagocytose authentique, si même on la considère comme absolument démontrée. Dans bien des cas, la simple régression suffit à l'histolyse, même totale.

Revenons sur le terrain des faits. Pour éviter toute erreur d'interprétation, il faut connaître exactement la nature et l'origine de tous les éléments cellulaires, ou pseudo-cellulaires, que l'on observe au cours de la nymphose. Nous avons cherché avant tout à donner des descriptions précises des sarcolytes, caryocytes et caryolytes d'origine musculaire.

Cette étude nous a montré que le muscle en voie d'histolyse, soit totale, soit partielle, *éliminait une partie de sa substance nucléaire*, et qu'ainsi se trouvaient mis en liberté, dans la cavité du corps, des éléments conjonctifs de deuxième formation, d'autant moins volumineux, mais d'autant plus nombreux, que l'on s'adresse à une région plus antérieure. — Chez les Hyménoptères, ils ne donnent *pas de tissu adipeux imaginal*, ainsi que cela se passe chez d'autres Insectes. Ainsi, ces éléments qui ont été la cause de fréquentes confusions, reprennent leur signification véritable.

Il n'est pas jusqu'aux granules albuminoïdes des cellules adipeuses qu'on n'ait pris autrefois pour des phagocytes : en comparant nos observations avec celles de Berlese, nous nous sommes mieux expliqué la cause de cette erreur

Il ne faut pas conclure de ces confusions et de ces divergences, que les études histologiques ne peuvent pas donner des résultats précis ou certains : elles montrent plutôt la possibilité de se rapprocher de plus en plus de la vérité des faits et de l'atteindre, à mesure que se perfectionne la technique, et que s'exercent l'expérience et la sagacité des observateurs.

Bibliographie.

Cet index mentionne les principaux travaux cités dans le présent mémoire, et il complète, notamment depuis 1900, celui que j'ai publié à la fin de ma thèse (00) :

ANGLAS (99). — Sur l'histolyse et l'histogenèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 25 novembre et 2 décembre 1899.

ANGLAS (00). — Observations sur les Métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. *Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXXIV, 1900. Thèse Paris.

ANGLAS (00). — Des phénomènes accompagnant les métamorphoses chez l'Abeille : *Ann. de la Fédération des Sociétés françaises d'Apiculture*, 1900, p. 30.

ANGLAS (01). — Quelques remarques sur les métamorphoses internes des Hyménoptères. *Bull. de la Soc. entom. de France*, février 1901, n° 4, p. 104.

ANGLAS (01). — Quelques caractères essentiels de l'histolyse pendant la métamorphose. *Bull. de la Soc. entom.*, novembre 1901, n° 17, p. 301.

ANGLAS (02). — Les phénomènes des Métamorphoses internes. Collection *Scientia*; série biologique, 1902; chez Naud, Paris.

BARFURTH (87). — Die Rückbildung der Froschlarvenschwanze und die sogenannten Sarkoplasten. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIX Bd. 1887.

BARFURTH (91). — Zur Regeneration der Gewebe. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXVII Bd. 1891.

BATAILLON (90). — La dégénérescence musculaire chez les larves d'Anoures et la phagocytose. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. II, 1890.

BATAILLON (91). — Recherches anatomiques et expérimentales sur les métamorphoses des Batraciens Anoures. *Ann. de l'Univ. de Lyon.* 1891.

BATAILLON (92). — Atrophie des muscles pendant la transformation des Batraciens. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 5 mars 1892, p. 185.

BATAILLON (93). — Métamorphose du Ver à soie et son déterminisme évolutif. *Bull. sc. de la France et de la Belgique*, t. XXV, 1893.

BATAILLON (95). — Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'évolution (Poissons et Amphibiens). *Ann. de Zool. expér.*, 3e série, t. V, p. 282.

BATAILLON (00). — La théorie des métamorphoses de M. Ch. Pérez. *Bull. de la Soc. entom.*, 1900, n° 3, p. 58.

BATAILLON (00). — Le problème des métamorphoses. *C. R. de l'Acad. des Sc.*, 17 mars 1900.

BERLESE A. (99). — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Parte Ia, Tessuto adiposo. *Rivista di Patologia vegetale* (Firenze), anno VIII, 1899.

BERLESE, A. (00). — La essenza della ninfosi. *Monitore Zoologico Italiano*, anno XI (supplemento), dic. 1900.

BERLESE, A. (01). — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi (*suite*); Parte Ia Tessuto adiposo (*fin*); Parte II, Tessuto muscolare. *Rivista di Patologia vegetale* (Portici), anno X-XI, 1900-1901.

BERT, P. (85). — Note sur la physiologie de la larve de *Bombyx mori*. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 1885.

DE BRUYNE (98). — Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. *Arch. de Biol. de Belgique*, t. XV, fasc. 2, 1898.

CAULLERY et MESNIL (98). — Sur le rôle des phagocytes dans la dégénérescence des muscles chez les Crustacés. *C. R. de la Soc. de Biol.*, janvier 1900.

GANIN (78). — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Insecten. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXVII Bd. 1878.

GIARD (00). — Sur le déterminisme de la métamorphose. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LII, 16 février 1900, p. 131; et *C. R. de l'Acad. des Sc.*, 10 février 1900.

GIARD (00). — La métamorphose est-elle une crise de maturité génitale? *Bull. de la Soc. entom.*, 1900, n° 3, p. 54.

HENNEGUY (00). — Le corps adipeux des Muscides pendant l'histolyse. *C. R. de l'Acad des Sc.*, 1900, t. CXXXI, p. 908.

KARAWAÏEW (98). — Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, août 1898.

KARAWAÏEW (99). — Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. *Biol. Centralbl.*, XIX Bd., n°s 4, 5, 6; février 1899.

KOROTNEFF (92). — Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insecten. *Biol. Centralbl.*, XII Bd. 1892.

KOSCHEVNIKOV (00). — Le corps adipeux et les œnocytes chez l'Abeille. *Zool. Anzeiger*, 25 juin 1900, XXIII Bd., p. 337.

KOWALEVSKY (85). — Beiträge zur nachembryon. Entwicklung der Musciden. *Zool. Anzeiger*, VIII Bd. 1885, p. 98-103, 123-128, 153-157.

KOWALEVSKY (87). — Beiträge zur Kenntniss der nachembryon. Entwicklung der Musciden. *Zeitsch. f. wiss. Zool*,. XLV Bd. 1887.

LE DANTEC (02). — L'unité dans l'être vivant; chez Alcan, Paris, 1902.

LOISEL (01). — Revue annuelle d'embryologie. *Revue gén. des Sc. pures et appliquées*, 30 décembre 1901, p. 1138.

LOOS (89). — Ueber die Betheiligung der Leucocyten an dem Zerfall der Gewebe im Froschenlarvenschwanze während der Reduction derselben. *Ein Beitrag zur Phagocytenlehre.* Leipzig, 1889.

LOOS (89). — Ueber Degenerationserscheinungen, Reduction des Froschenschwanzes, histolytischen Processe. *Mem. der Jablonowskischen Gesellschaft*, Leipzig, 1889.

MAYER, S. (85). — Zur Histologie der quergestreiften Muskeln. *Biol. Centralbl.*, IV Bd. 1885.

MAYER, S. (86). — Die sogenannten Sarkoplasten. *Anat. Anzeiger*, Bd. I, 1886.

MAYER, S. (87). — Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. *Zeitsch. f. Heilkunde*, VIII Bd. 1887, p. 185.

METCHNIKOFF (84). — Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen und über die mesodermale Phagocyten. *Biol. Centralbl.*, III Bd. 1884.

METCHNIKOFF (92). — Leçons sur la pathologie comparée de l'Inflammation. Paris, 1892.

METCHNIKOFF (92). — Atrophie musculaire des Têtards. *Ann. Inst. Past.*, 25 janvier 1892; et *C. R. Soc. Biol.*, 1892, n° 11, p. 235.

METCHNIKOFF (99). — *Année biologique* pour 1897, parue en octobre 1899; p. 254, Schleicher, Paris.

PÉREZ, CH. (99). — Sur la métamorphose des Insectes. *Bull. de la Soc. entom. de France*, 27 décembre 1899, p. 398.

PÉREZ, CH. (00). — Sur l'histolyse musculaire chez les Insectes. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 6 janvier 1900.

PÉREZ, CH. (01). — Sur quelques points de la métamorphose des Fourmis. *Bull. de la Soc. entom.*, 21 janvier 1901, p. 22.

PÉREZ, CH. (01). — Histolyse des tubes de Malpighi et des glandes séricigènes chez la Fourmi rousse. *Bull. Soc. entom.*, novembre 1901, p. 307. — Sur les *œnocytes* de la Fourmi rousse. *Ibid.*, 26 décembre 1901, p. 351.

VAN REES (89). — Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. *Zool. Jahrbucher* von Spengel (Anat. und Ontogenie), III Bd. 1889.

RENGEL (96). — Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. *Zeilsch. f. wiss. Zool.*, LXII Bd. 1896.

ROULE (99). — Considérations générales sur l'histolyse phagocytaire. *Année biologique* pour 1897, parue en 1899.

SCHAFFER (93). — Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbelthiere. *Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wiss.*, Wien, CII Bd. 1893.

SUPINO, F. (00). — Osservazioni sopra fenomeni che avvengono durante lo

sviluppo postembryonale della *Calliphora erythrocephala. Boll. Soc. entom. ital.*, anno XXXII, 1900, p. 192.

Terre (98). — Troubles physiologiques qui accompagnent les métamorphoses des Insectes holométaboliens. *C. R. Soc. Biol.*, octobre 1898, p. 955.

Terre (99). — Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogenèse chez l'Abeille. *C. R. Soc. Biol.*, novembre 1899 et janvier 1900.

Terre (00). — Contribution à l'histolyse du corps adipeux chez l'Abeille. *C. R. Soc. Biol.*, février 1900, p. 160.

Terre (00). — Métamorphose et phagocytose. *C. R. Soc. Biol.*, février 1900, p. 158.

Vaney et Conte (00). — Sur des phénomènes d'histolyse et d'histogenèse accompagnant le développement des Trématodes endoparasites de Mollusques terrestres. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXII, 1900, p. 1062.

Vernon, L. Kellog (01). — Phagocytosis in the post-embryonic development of the Diptera. *American Naturalist*, t. XXXV, 1901, p. 363.

Viallanes (82). — Histologie des Insectes et phénomènes accompagnant le développement post-embryonnaire. *Ann. Sc. nat. Zool.*, série 6, t. XIV, 1882.

Wahl, Br. (01). — Ueber die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben von *Eristalis. Zeitsch. f. wiss. Zool.* LXX Bd. 1901, p. 171.

Weismann (64). — Die nachembryonale Entwicklung der Musciden (*Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*). *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XIV Bd. 1864.

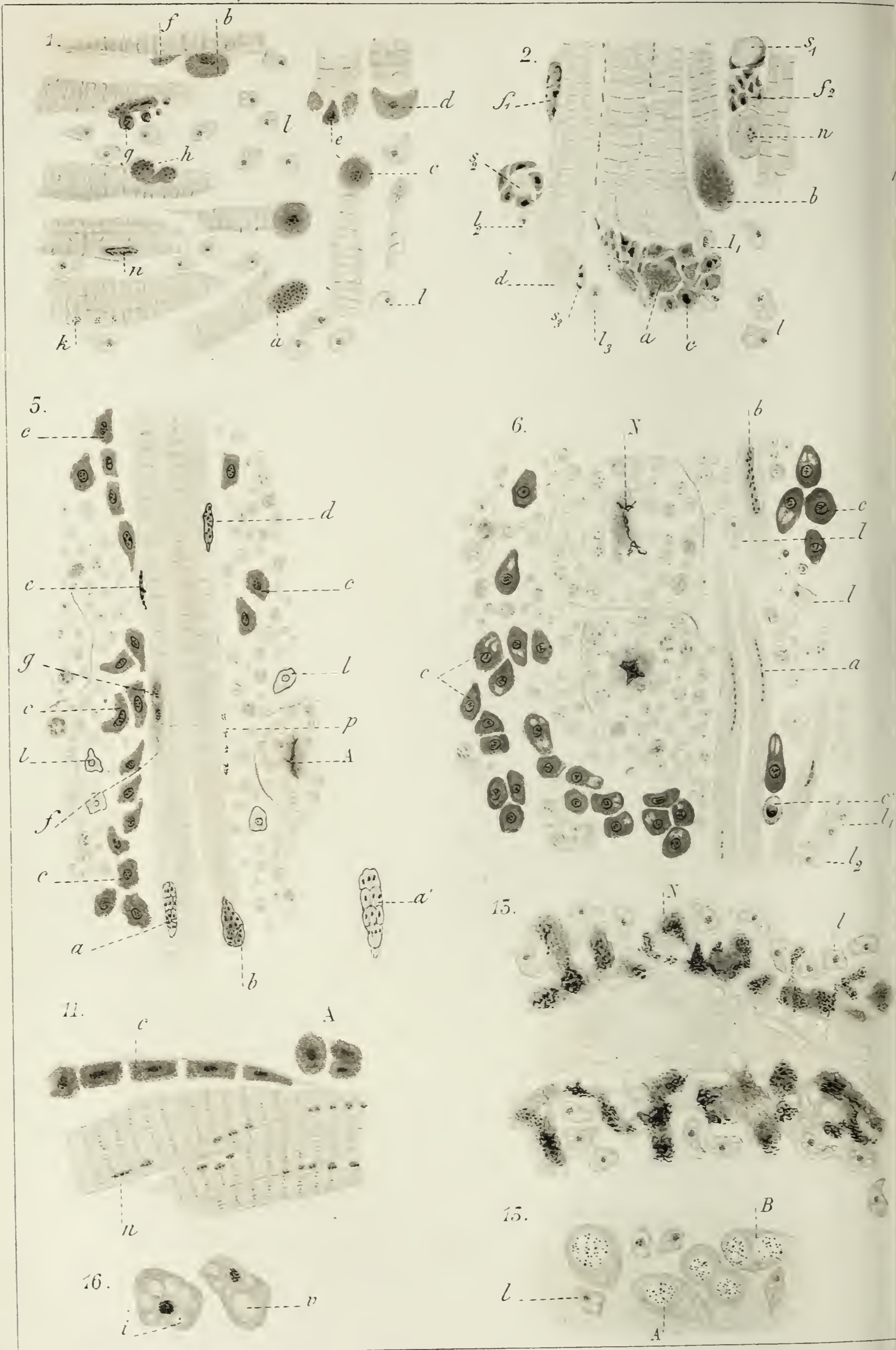
Weismann (66). — Die Entwicklung von *Corethra plumicornis. Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XVI Bd. 1866.

Explication des figures de la planche IV.

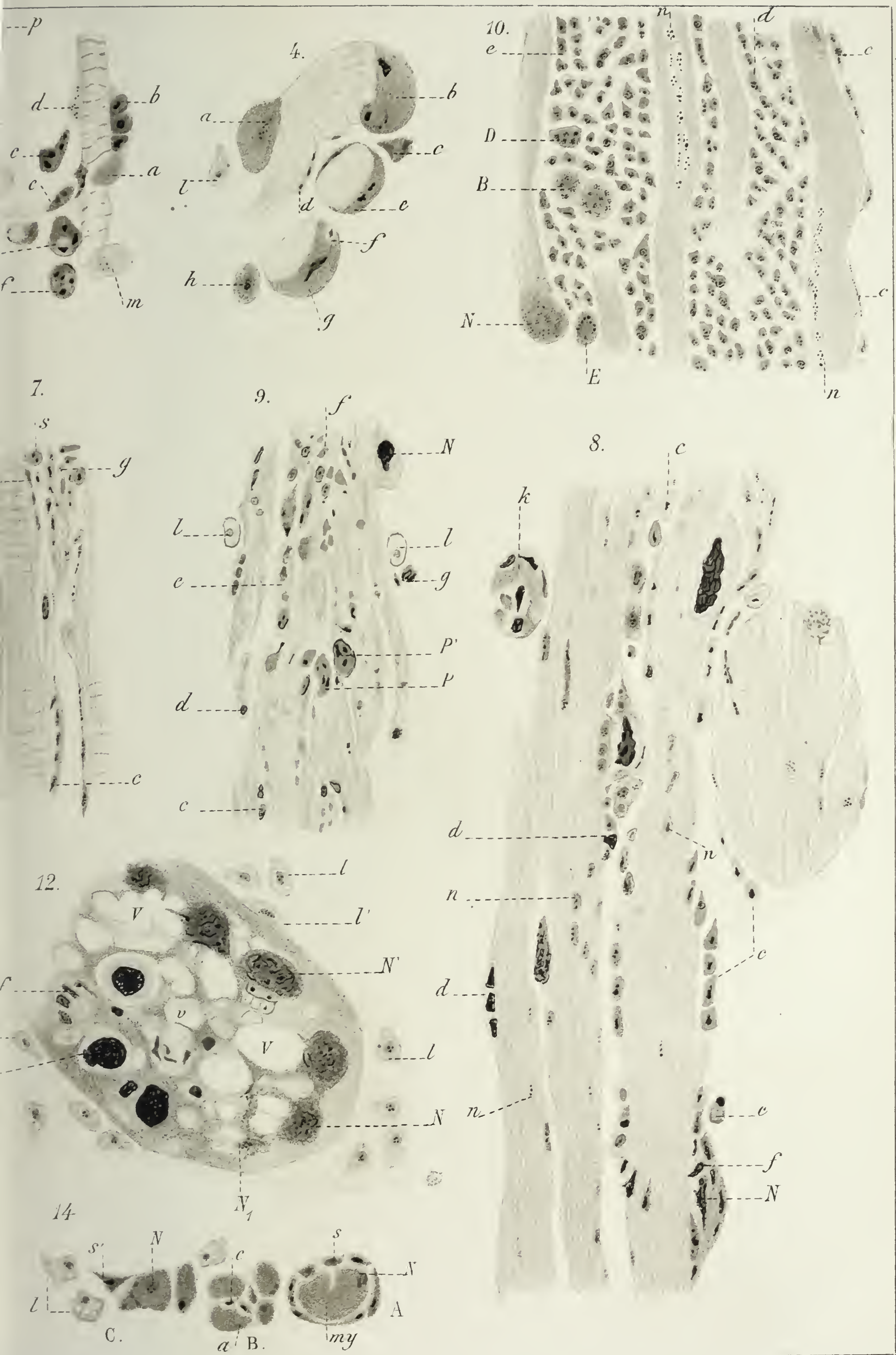
N. B. Toutes ces figures ont été tracées à la chambre claire d'un microscope Leitz (obj. 7, ocul. 3). Les dessins ont été achevés avec l'aide d'objectifs et d'oculaires plus puissants; à la grandeur d'exécution, ils représentent un grossissement de 500 diamètres (sauf la fig. 16). A part la figure 11, ils se rapportent à la Guêpe.

Fig. 1. — Histolyse des muscles péri-rectaux (coupe frontale), au début de la nymphose; *a*, noyau hypertrophié et granuleux; *b*, noyau hypertrophié avec chromatine condensé; *c*, noyau analogue occupant une position terminale; en se détachant, il constituera un sarcocyte; *d*, sarcocyte en forme de croissant; *e*, sarcocyte se fragmentant en deux sarcolytes et un caryolyte médian; *f*, noyau bourgeonnant latéralement; *g*, noyau émettant de nombreux caryolytes; *h*, noyau se scindant en deux caryolytes assez volumineux; *k*, formation de nombreux caryolytes de petite taille, restant dans la gaine protoplasmique de la fibre; *n*, noyau ayant gardé sa forme larvaire; *l*, leucocytes nombreux, vacuolaires; remarquer leurs rapports avec les fibres musculaires.

Fig. 2. — Même préparation; partie postérieure des muscles longitudinaux ventraux. Formation de caryolytes et caryocytes nombreux (*c*); on voit au centre le noyau larvaire fragmenté (*a*); à son voisinage, la substance contractile est vacuolaire; *l*, leucocyte ayant pénétré entre les caryocytes; *b*, noyau hypertrophié; *d*, caryocyte elliptique (on voit près de lui un petit caryolyte, bien différent d'un leucocyte voisin); f_1, noyau fragmenté en petits bâtonnets; f_2, fragments nucléaires constituant une



Anglas, del.
Imp. L
Masso



Paris.
o. Cassas. lith. Paris
teurs

sorte de boule à noyaux, à côté d'un noyau larvaire hypertrophié (*n*); s_1, fragments nucléaires détachés entourant un peu de substance musculaire (sarcolyte), ne doivent pas être pris pour un Körnchenkugel; de même s_2, à côté duquel on voit un leucocyte l_2; s_3, très petit caryolyte; l_3, leucocyte.

Fig. 3. — Même région sur une autre coupe. Un noyau *a* a formé par fragmentation une suite de petits noyaux *b*, correspondant aux « Kernstränge » de Korotneff; *d*, noyau qui a donné naissance à un caryolyte plurinucléé mis en liberté; *c*, caryolytes de tailles et d'aspect divers; *m*, *n*, *p*, noyaux larvaires en dégénérescence.

Fig. 4. — Même région, vue sur une coupe transversale; *a*, noyau subissant une dégénérescence avec hypertrophie; *b*, noyau montrant le morcellement de la chromatine en trois fragments dont un se dédouble; *c*, caryolyte à deux noyaux (ceux-ci auraient dû être représentés plus foncés); *d*, plusieurs fragments nucléaires contre une fibre; *e*, fragment détaché entourant de la substance contractile (cela pourrait être interprété comme de l'autophagocytose). De même en *g*; *f*, petit fragment chromatique entouré d'une zone plus claire; *h*, caryocyte isolé, ovalaire; *l*, leucocyte.

Fig. 5. — Muscles longitudinaux dorsaux du milieu de l'abdomen; stade de nymphose un peu plus avancé que le précédent; coupe longitudinale; *a*, noyau larvaire à peu près normal; *b*, noyau hypertrophié; *d*, *e*, noyaux aplatis. De nombreux caryocytes (*c*) longent la fibre musculaire dont ils se sont détachés; *e*, *g*, noyaux musculaires voisins des extrémités de la bande de caryocytes; les noyaux des caryocytes montrent une structure nettement granuleuse; *f*, petits noyaux imaginaux, probablement dérivés, eux aussi, de *g*; *p*, autres noyaux imaginaux plus éloignés. La striation larvaire est encore visible; dans le liquide cavitaire sont répandus de nombreux granules albuminoïdes provenant de cellules adipeuses diffluentes; *A*, cellule adipeuse avec son noyau; *a'*, même noyau que *a*, plus grossi.

Fig. 6. — Même région, stade plus avancé. La fibre s'est morcelée en fibres imaginales; pas de striation transversale; *a*, *b*, noyaux imaginaux s'organisant; *c*, caryocytes entièrement détachés de la fibre; ils sont dissociés, mais encore groupés par amas; ils deviennent vacuolaires; *c'*, caryocytes dont la dégénérescence est plus accusée; *l*, l_1 l_2, leucocytes, très différents des caryocytes; l'un d'eux contient une petite inclusion. La teinte du fond représente le liquide cavitaire fixé et coloré. On y voit deux cellules adipeuses, l'une intacte, l'autre diffluente : les granules qui s'échappent ne sont pas répandus sur les organes voisins, ce qui arriverait si la déchirure était due au rasoir qui a fait la coupe. Remarquer l'aspect et les dimensions variables de ces granules (homogènes ou avec *pseudo-nuclei* diversement répartis).

Fig. 7. — Muscles ventraux de l'abdomen, même stade nymphal que la figure 5. *N*, noyau linéaire condensé linéairement dans un sarcoplasme hypertrophié; *f*, fragment entouré d'une zone claire; *a*, *b*, *c*, caryolytes

nombreux longeant le sarcoplasme, ou s'en écartant, comme *d*, ou *s*. Les caryolytes pénètrent aussi entre les fibrilles (*g*) : désagrégation de la fibre. La striation est encore perceptible.

Fig. 8. — Les mêmes muscles, à un stade un peu plus avancé. La striation transversale a disparu; une striation longitudinale apparaît sous certains angles d'éclairement. Production abondante de petits caryolytes, à disposition généralement linéaire (*c*). En *K*, un amas de caryolytes (on observe une zone claire autour des fragments chromatiques les plus foncés). *N*, noyau larvaire modifié, se fragmentant (*f*). (On en voit deux autres affectant des dispositions variées) : *d*, caryolytes groupés en arc de cercle (assez fréquent); *n*, fragments chromatiques qui évoluent en noyaux imaginaux; ils sont moins noirs et présentent des granulations chromatiques distinctes. Les leucocytes sont ici très rares. Cette figure, par son étendue, montre les aspects différents que réunit souvent une seule préparation.

Fig. 9. — Muscles du thorax, coupe longitudinale, au même stade que la figure précédente : l'histolyse l'emporte encore sur l'histogenèse. La fibre primitive est encore vaguement reconnaissable, mais elle est dissociée, avec des caryolytes interposés; *N*, ancien noyau larvaire; *P*, *P'*, deux autres plus modifiés; *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, caryolytes de forme et d'aspect divers, mais généralement petits; les leucocytes, tels que *l*, sont très rares sur les préparations.

Fig. 10. — Les mêmes muscles, à une phase plus avancée où l'histogenèse prédomine. On voit encore des caryolytes appliqués linéairement sur la fibre, *c*, mais la plupart sont détachés, conservant entre eux la disposition des fibres dont ils proviennent (*d*, *e*); parfois, en s'isolant ils restent groupés par deux, trois, ou davantage. Tantôt le caryolyte est homogène et uniformément colorable, tantôt il s'y différencie un petit noyau circulaire avec plusieurs grains chromatiques distincts; *N*, noyau larvaire subissant la dégénérescence granuleuse; *B*, deux masses sphériques provenant de noyaux musculaires, avec disposition spéciale de la chromatine; *D*, *E*, masses plus petites de même origine : *n*, *n'*, noyaux s'organisant en noyaux imaginaux; dans des alvéoles plus claires, la substance chromatique se dispose comme par petits paquets, en une ou deux files longitudinales.

Fig. 11. — Muscle d'adulte d'*Erioptera calthella*. *c*, cellules d'origine musculaire (caryocytes); *A*, tissu conjonctif ou adipeux de deuxième formation. Les fibres imaginales et leurs noyaux ont une structure remarquablement nette (striations transversale et longitudinale).

Fig. 12. — Tube de Malpighi au début de son histolyse; coupe légèrement oblique; *l*, leucocytes au voisinage de l'organe; *l'*, leucocyte appuyé contre lui; *V*, *v*, vacuoles de tailles diverses; les protoplasmes cellulaires sont fusionnés, les membranes ayant disparu. *N*, noyau larvaire assez bien conservé; N_1, noyau fragmenté; *R*, *f*, noyaux réduits à l'état de caryolytes ou de fragments.

Fig. 13. — Glande salivaire en histolyse; même processus que précédem-

ment, mais à marche plus rapide. *N*, noyaux larvaires, se fragmentant; *l*, nombreux leucocytes pénétrant sur le territoire de l'organe dont les limites précises n'existent plus ni vers l'extérieur, ni vers l'intérieur : on voit de nombreuses vacuoles dans la préparation.

FIG. 14. — Histolyse des muscles juxta-tentoriaux. Grande abondance de leucocytes (*l*). Dans A, le noyau, *N*, se fragmente après avoir donné de nombreux caryolytes, *s*; ceux-ci, en se détachant, entourent le myoplasme, *my*. Dans B, on voit encore, à droite, un noyau qui se divise; des caryolytes sont enclavés dans du myoplasme (*a*); d'autres sont isolés (*c*). Dans C, *N'* est un reste de noyau larvaire; en *s'*, sorte de sarcocyte. Les leucocytes ont de volumineuses vacuoles. On n'a pas représenté le liquide cavitaire qui, sur les préparations fixées et colorées à l'éosine, forme un fond rose homogène.

FIG. 15. — Histolyse des cellules péricardiales. Leur disposition est devenue irrégulière; *A*, cellules à protoplasme vacuolaire; *B*, cellule à deux noyaux, dont les contours perdent leur précision. Le noyau lui-même est parfois mal délimité; leucocytes abondants, *l*.

FIG. 16. — Deux leucocytes de la région antérieure du corps, au début de la nymphose; l'un d'eux ne contient qu'une vacuole, mais assez grande (*v*); l'autre présente, en *i*, une petite inclusion. Pour cette figure seulement, $Gr = 1200$.

DE LA SPORULATION DE LA « MONOCYSTIS AGILIS » STEIN

Par Jacques **CECCONI**

PLANCHE V

La présence de la *Monocystis agilis* Stein dans les testicules du Lombric fut remarquée en 1830, et depuis lors de nombreux travaux ont été publiés sur ce Sporozoaire, comme cela résulte de la riche bibliographie sur ce sujet. Les premiers observateurs, cependant, au lieu de reconnaître dans cet être sa nature unicellulaire, crurent qu'il était pourvu d'une bouche et d'un tube digestif; ils classèrent cet animal parmi les Vers, et particulièrement dans l'ordre des Trématodes [1].

Un noyau bien distinct fut découvert pour la première fois, en 1837, par **Siebold**, lequel, du reste, fut induit en erreur, puisqu'il considéra ces êtres comme des œufs d'Insectes; mais, ayant repris, plus tard, leur étude, ce savant les recommanda à l'attention des zoologistes. Bientôt après, plusieurs travaux furent publiés, mais la plupart de leurs auteurs restèrent indécis sur la nature morphologique de ces êtres; **Kœlliker** et **Leydig** manifestèrent des idées tout opposées : **Leydig** remit en honneur l'ancienne opinion de **Dufour**, lequel les prit pour des Vers, tandis que **Kœlliker** crut que c'étaient des êtres unicellulaires. Cette dernière opinion prévalut peu à peu sur celle de **Leydig**, laquelle fut plus tard abandonnée complètement.

En observant le contenu testiculaire du Lombric, on trouva,

1. Ayant observé plusieurs fois, dans les vésicules séminales que j'ai examinées, outre les Grégarines, aussi un Ver de la famille des Anguillulides, j'ai compris encore mieux la confusion qui régna dès le commencement relativement à la *Monocystis* du Lombric.

en outre des Grégarines, les kystes, que **Henle** (1825) considéra d'abord comme de nature végétale et qu'il appela navicelles. Cependant **Siebold**, qui trouva des Grégarines et des kystes réunis, supposa qu'il fallait rapporter ces derniers aux Grégarines. **Henle** (1845) et **Stein** confirmèrent cette opinion quoique **Meckel** apportât une certaine confusion dans la question, en prenant les kystes pour des œufs du Lombric.

En 1845, les trois phases de *Grégarine*, *kyste* et *navicelles* étaient déjà connues, mais leurs rapports n'étaient encore admis qu'à l'état d'hypothèse, laquelle, en 1848, fut vérifiée et confirmée par **Stein** ; c'est ainsi que se termine la première période d'études sur la *Monocystis agilis*; une nouvelle commence, laquelle est allée progressant avec les progrès de la technique microscopique jusqu'aujourd'hui.

Parmi les communications et les travaux qui ont paru, nous mentionnons ceux de **Bütschli**, **Wolters**, **Bossanquet**, **Roboz**, **Henneguy** et **Cuénot**, lesquels contribuèrent tous à une connaissance plus étendue de cette Grégarine, dont ils étudièrent surtout le développement. Suivant le conseil de M. le professeur **Cavara**, je me suis consacré depuis quelque temps à l'étude de la Grégarine du Lombric, cherchant à observer son cycle de développement; en même temps, j'ai eu l'occasion de me mettre au courant des méthodes les plus modernes de technique microscopique. Je saisis l'occasion d'adresser mes remercîments les plus vifs à M. le professeur **Cavara**, qui m'aida de ses précieux conseils durant mes premières recherches.

Les Lombrics qui me fournirent le matériel d'étude furent pris dans le jardin intérieur de l'École forestière de Vallombrosa, et j'eus soin de choisir toujours des individus de la même espèce, c'est-à-dire des *Allolobophora complanata* Duger, l'espèce la plus commune à Vallombrosa. Chaque mois, depuis mars jusqu'à novembre, je prenais un certain nombre de ces Lombrics pour en fixer les testicules et pouvoir observer les diverses phases de développement du parasite. Avec deux coups de ciseaux j'isolais la portion du corps qui comprend les organes génitaux, qu'on voit très bien par transparence à tra-

vers les anneaux du corps. Les vésicules saillissent aussitôt du morceau coupé. Il est nécessaire de nettoyer les morceaux du sang qui les tache et des fragments de matière qui sortent du tube digestif, surtout si l'on veut employer des fixateurs à base d'acide osmique. L'un des fixateurs qui m'a donné les meilleurs résultats, parmi ceux que j'ai employés, est le sublimé corrosif en solution alcoolique, qui a une puissance de pénétration très grande. Je l'employais aussi à chaud en solution aqueuse. J'ai également fait usage avec succès du fixateur de Flemming, surtout pour la triple coloration proposée par cet auteur. Je me suis servi aussi de l'alcool absolu, des liquides de vom Rath et de Merkel, obtenant avec ce dernier des résultats satisfaisants, tandis que le liquide de Wolters, à base d'acide picrique, ne me donna pas de bonnes fixations. Suivant les indications de Cuénot, je me suis bien trouvé de l'emploi de l'alcool à 70° comme fixateur, pour mettre en évidence certaines phases du noyau.

J'ai inclus les testicules dans la paraffine, en cherchant à faire l'inclusion dans le plus bref temps possible, car l'action d'une température un peu élevée prolongée cause des inconvénients, surtout dans les stades du développement les plus importants.

Les testicules ont été coupés à l'aide du microtome; et les coupes, après les passages nécessaires au xylol et aux alcools, ont été colorées, lorsque les vésicules séminales n'avaient pas été soumises préalablement à la coloration *in toto* après la fixation. Les meilleures méthodes de coloration ont été les suivantes : hématoxyline ferrique (méthode Heidenhain et méthode Jansen et Leblanc), avec laquelle les noyaux se colorent en violet foncé ou en bleu violet, tandis que le cytoplasma reste généralement incolore.

Ces colorations à base d'hématoxyline sont vraiment excellentes, car elles sont propres pour presque tous les fixateurs employés. Je différenciais et décolorais les coupes avec de l'alun et avec du sulfate d'ammonium et de fer, puis avec de l'alcool acidulé.

Un autre colorant excellent a été l'hémalun, pour la colora-

tion *in toto*, avec passage préalable dans l'alun à 5 p. 100, puis dans l'alun à 1 p. 100; je lavais avec de l'eau distillée et décolorais, quand il le fallait, avec de l'alcool et de l'acide acétique; j'obtins de très bons résultats avec le paracarmin alcoolique de Mayer. J'ai eu aussi de bonnes colorations avec le vert à l'iode et la fuchsine (méthode de Zimmermann); le cytoplasma se colorait en rouge clair, tandis que les noyaux prenaient une coloration intense bleue. Cette méthode exige du matériel fixé avec le liquide de Merkel ou avec le mélange de Flemming, et elle ne peut pas être employée avec du matériel fixé par le sublimé. La méthode de triple coloration de Flemming m'a donné aussi de bons résultats, tandis que je soumettais le matériel fixé avec de l'alcool à 70° à la coloration *in toto* avec du carmin à l'alun, en y ajoutant l'orange sur les coupes, selon les conseils que M. **Cuénot** me donna.

Pour se faire une idée claire de la sporulation de la *Monocystis agilis* il est indispensable d'observer son développement depuis le moment où l'animal atteint son développement complet et où il s'enkyste; et, comme le noyau prend une part très active dans la formation des spores, il faut bien connaître la structure qu'il a avant l'enkystement.

Le noyau (fig. 1) se présente avec une forme arrondie; il est pourvu d'une membrane nucléaire nette, qui se colore bien avec les substances colorantes employées; dans l'intérieur on voit un gros nucléole ou karyosome[1]; dans l'espace compris entre la membrane et le karyosome on observe une substance à disposition réticulée, peu colorable, qui rappelle le réseau des noyaux ordinaires. Le karyosome de forme globulaire a une structure vacuolaire et absorbe très bien les substances colorantes : avec les méthodes à double coloration, par exemple vert d'iode et fuchsine, on trouve souvent qu'il prend une coloration bleuâtre; c'est pourquoi, par suite du manque d'une véritable charpente chromatique, il faut supposer que la chromatine

1. **Bütschli** et **Rhumbler** donnèrent le nom de *Binnenkörper* (corps interne) au nucléole des Grégarines; dernièrement **Siedlecki** remplaça ce terme par celui de *karyosome*.

s'est dissoute et a imprégné ce karyosome. Les Grégarines qui possèdent un noyau ainsi constitué s'enkystent.

Je m'écarterais un peu du sujet que je me propose de traiter si je décrivais le processus de cet enkystement. Mes observations me portent à croire que dans la *Monocystis agilis* l'enkystement ne porte que sur un seul individu et que les kystes se joignent deux à deux en se rencontrant; phénomènes semblables, sinon identiques, ont déjà été signalés (**Mesnil**). En effet, on voit très souvent des kystes avec un seul individu inclus (on observe ce phénomène très clairement dans le matériel à l'état frais) et dans quelques cas j'ai vu deux kystes de la même forme et de même grosseur, appartenant à l'espèce en question, déjà recouverts de leur enveloppe kystique, non seulement joints entre eux, mais ayant deux portions d'enveloppe kystique ou amincies ou totalement résorbées à leur point de contact (fig. 4), de manière que les deux masses protoplasmiques se trouvaient réunies sur un certain espace.

Du reste, quel que soit le processus de l'enkystement, il est certain que les kystes de la *Monocystis agilis*, dans lesquels on observe la sporulation, sont le résultat de l'union de deux individus, qui viennent en contact intime entre eux et sont recouvert d'une enveloppe kystique commune : ils sont alors appelés syzygites; le kyste a la forme d'une sphère plus ou moins régulière et les syzygites celle d'hémisphères, dans lesquels la double membrane de séparation disparaît seulement plus tard, comme on va le voir. Durant l'enkystement, on peut voir que le contenu protoplasmique dans quelques kystes, ou dans tous, s'est résous en un grand nombre de corps ronds qui ont une homogénéité et une réfraction spéciales; dans les plus petits d'entre eux, on remarque un point central plus réfringent (fig. 25), dans les plus grands, au contraire, on remarque une petite bande moyenne présentant la même réfringence, tantôt simple, tantôt bifurquée ou en forme d'Y ou de X, ou de croix, et quelquefois ayant un aspect rayonné (fig. 25 et 26).

En même temps on trouve au milieu de ces granules un seul noyau normal et jamais de cloisons de séparation; cela prouve la présence d'un seul syzygite, et confirme ce que j'ai dit

plus haut, à savoir que l'enkystement de deux individus, chez la *Monocytis agilis* du Lombric, est précédé d'un enkystement isolé. Cependant je n'ai pas réussi à m'expliquer la valeur de ces corps, qui, étudiés par beaucoup d'auteurs, ont été considérés comme étant de nature diverse (granulations calcaires, globules graisseux, substance amyloïde ou albuminoïde, zooamylon, etc.); comme il ne s'agissait pas ici de stades de développement, je ne m'en suis pas occupé davantage.

Un noyau identique à celui que j'ai décrit chez la Grégarine adulte se retrouve dans les Grégarines au commencement de leur enkystement : en effet, dans des kystes fixés par l'alcool à 70° et colorés par de l'hématoxyline ferrique, le karyosome du noyau des deux syzygites est fortement coloré en bleu et a une structure vacuolaire évidente; j'ai observé la même structure en fixant par du sublimé alcoolique et en colorant par des substances diverses.

Ce noyau est destiné à disparaître : on observe, en effet, souvent dans le noyau des syzygites que le karyosome perd d'abord sa position centrale et arrive au contact de la membrane nucléaire, laquelle permet plus tard la sortie d'une partie de son contenu.

C'est ce que j'ai pu constater en fixant par l'alcool à 70° et en colorant par l'hématoxyline ferrique (fig. 2), ou en colorant *in toto* par l'hémalun (fig. 3).

Cela confirme les observations de Siedlecki[1] chez la *Monocystis ascidiæ* R. Lank., dont le développement, comme nous allons voir, offre beaucoup de points de contact avec celui de la *Monocystis agilis*.

Après l'évacuation partielle du noyau dans la masse protoplasmique de chaque syzygite, il s'accomplit des phénomènes de la plus grande importance : dans un kyste (fig. 5) fixé par l'alcool à 70° et coloré à l'aide du paracarmin alcoolique de Mayer, j'ai trouvé, dans chaque syzygite, à côté d'un noyau (pourvu d'une membrane et d'un karyosome) des formations

1. M. Siedlecki, Über die geschlechtlische Vermehrung der *Monocystis Ascidiæ*. R. Lank, *Bulletin de l'Académie des sciences de Cracovie*, décembre 1899.

qui avaient l'aspect de fuseaux, répandus dans le cytoplasma et à sa périphérie; à l'extrémité de chaque fuseau on remarque des granulations peu définies; du reste la même méthode de coloration employée ne permet pas de distinguer si ces fuseaux sont de nature chromatique, parce qu'ils ne se différencient pas du cytoplasma environnant.

Dans une autre préparation (fig. 6 [fixation par l'alcool à 70°, coloration par l'hématoxyline ferrique]) j'ai observé un kyste, dans lequel chacun des deux syzygites présentait un noyau (avec membrane et karyosome) et en même temps les mêmes figures fusiformes colorées en bleu.

Or, si l'on compare ces noyaux avec ceux des *Monocystis* adultes et au commencement de leur enkystement, on trouve qu'ils sont beaucoup plus petits et qu'ils ont leur karyosome coloré uniformément; des granules colorés se trouvent autour du karyosome.

Dans d'autres kystes, fixés (sublimé alcoolique) et colorés diversement, on trouve que ces fuseaux, qui présentent aux pôles des irradiations plus ou moins évidentes, sont souvent défigurés (fig. 5 et 6); dans d'autres cas, ils montrent une plaque équatoriale distincte (fig. 7). Cuénot[1], en exposant le cycle de développement sexuel de la *Monocystis* du Lombric, dit que, dans chacun des deux animaux enkystés, le noyau se résout en un fuseau et en un karyosome, et que la karyokinèse qui se répète sert à former un nombre plus grand de noyaux, lesquels se transforment ensuite en noyaux des sporoblastes, tandis que le karyosome reste inerte et disparaît peu à peu. Il est évident que les fuseaux que j'ai observés correspondent à ceux qui sont dérivés du fuseau initial de Cuénot, et que le noyau, que j'ai vu en même temps qu'eux, correspond au karyosome du même auteur. On observe ainsi un noyau primaire et un noyau secondaire dans la *Monocystis agilis*. Le noyau primaire, qui donne naissance aux fuseaux, reste pendant quelque temps réuni à ces derniers; il disparaît ensuite peu à peu; le noyau secondaire (fuseau) qui est un dérivé du noyau

1. Cuénot, Communication préliminaire sur la conjugaison des Grégarines. *Bibliographie anatomique*, fasc. 2, 1899.

primaire, donne ensuite naissance, par des divisions successives, aux noyaux des sporoblastes. Par conséquent le noyau primaire correspond au *macronucléus*, et le noyau secondaire correspond au *micronucléus*, que **Cuénot** décrit pour la *Diplocystis*[1] du Grillon domestique.

Nous avons ici une autre confirmation de ce fait que les noyaux des deux Grégarines séparées dans le kyste sont employés seulement en partie pour la mitose initiale ; cela a été montré non seulement par **Cuénot** pour la *Diplocystis* du Grillon domestique (macronucléus et micronucléus), et pour la *Monocystis agilis* (micronucléus et karyosome), mais aussi par d'autres auteurs chez différents animaux, par exemple dans la *Monocystis ascidiæ* par **Siedlecki**, dans les Infusoires (micronucléus qui prend part à la karyogamie, et macronucléus qui dégénère), dans les œufs de divers Métazoaires (chez les *Æquorea* parmi les Méduses, chez le *Myzostoma glabrum* parmi les Annélides, et chez le *Aulastomum gulo* parmi les Hirudinées) et aussi dans certains Champignons, comme dans la famille des Péronosporées (chez lesquels, parmi le grand nombre de noyaux qui dérivent du noyau des gamètes, deux seulement se conjuguent et donnent naissance au noyau des spores) et dans d'autres végétaux ; **Cuénot** donne sur ce sujet des exemples plus nombreux et avec plus de détails, chez les animaux et les végétaux, dont je ne parle pas pour abréger.

Le noyau secondaire (fuseau) qui dérive du noyau primaire se divise et donne naissance à d'autres fuseaux ; ces derniers se divisent à leur tour et se subdivisent, en diminuant de grosseur et en augmentant de nombre, de manière qu'on a, dans les deux syzygites de la *Monocystis agilis*, une masse cytoplasmatique uniforme, avec une coloration diffuse (bleue si l'on a employé comme substance colorante du vert d'iode et de la fuchsine, ou de l'hématoxyline ferrique), dans laquelle on ne distingue plus aucune figure caractéristique.

Si l'on rapproche ce fait de la position des deux macronucléus que j'ai dessinés dans les figures 5 et 6, on pourrait sup-

1. Cuénot, Évolution des Grégarines cœlomiques du Grillon domestique, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, 1897, t. 125, p. 52, 53, 54.

poser qu'une karyogamie a lieu entre eux, et que tous les phénomènes de copulation, décrits par **Wolters** [1], s'accomplissent et que la substance chromatique, qui se trouve diffuse en eux, se dissout dans le cytoplasma des deux individus. Cela n'est pas admissible; car la position des deux macronucléus représenterait seulement leur rapprochement, ou la phase initiale de leur union, et ne serait pas la preuve de ce phénomène : de plus, si l'on observe soigneusement les coupes des kystes, dans lesquels la substance chromatique paraît être à l'état diffus, on voit de très petits fuseaux, d'aspect caractéristique, qui représenteraient les dernières divisions karyokinétiques du noyau secondaire, qui ont lieu pour donner naissance à un grand nombre de noyaux, qui deviennent ensuite les noyaux des sporoblastes. En observant d'autres kystes, on voit répandus çà et là dans le cytoplasma, qui présente maintenant une structure réticulée, des granules isolés très petits (fig. 8), plus ou moins nombreux, plus ou moins espacés, intensément colorés, qui se trouvent ordinairement dans les points de rencontre des mailles du réseau plasmatique. J'ai vu ces granules avec les meilleures méthodes de fixation et de coloration : fixés par le sublimé et colorés par le vert d'iode et la fuchsine, les kystes présentaient les granules colorés en bleu.

A un stade plus avancé de développement, ces granules commencent à s'individualiser, c'est-à-dire qu'une petite portion de protoplasma, qui présente un contour mal défini, se joint à eux (fig. 9) ; le granule chromatique se résout en d'autres granules, généralement en quatre (fig. 11), et alors ces corps ainsi formés, peut-être par des mouvements particuliers, gagnent la surface du syzygite respectif ou s'échappent en dehors de la masse protoplasmatique ; dans quelques kystes, ce phénomène s'observe bien nettement parce que ces corpuscules se trouvent disposés dans une couche périphérique à chaque syzygite, sous la cuticule du kyste (fig. 10). Leur formation continue de l'intérieur vers l'extérieur, jusqu'à ce que tout le cytoplasma des deux syzygites, ou presque tout, se soit transformé; il en résulte

1. Wolters, Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. 37, p. 99, avril 1891.

deux, et quelquefois plusieurs, groupes de ces corps ronds, que nous appellerons, avec les divers auteurs, *sporoblastes* (fig. 11).

Or, ces *sporoblastes*, après la disparition de la double paroi de séparation des deux syzygites, peuvent se mouvoir, nager dans tous les sens dans le kyste, et, étant libres, venir en contact, se joindre et s'accoupler; la copulation des sporoblastes dans les Grégarines fut montrée, pour la première fois, au mois de décembre de l'an 1899, par **Siedlecki** et décrits par lui-même dans la *Monocystis ascidiæ* R. Lank.

Cuénot[1] (1900) retrouva ce phénomène avec la plus grande évidence chez plusieurs *Monocystis* des Lombrics et **Léger** (1901) confirma cette sorte de copulation dans une *Ophryocystis*[2] et dans les Grégarines stylorhynchides[3].

Il ne m'a pas été difficile de trouver des données pour pouvoir admettre aussi, dans la *Monocystis agilis*, la copulation des sporoblastes, c'est-à-dire le rapprochement, l'intime contact et la fusion de deux d'entre eux; il en résulte un corps oblong de dimensions plus grandes, dans le plasma duquel j'ai observé une légère coloration de chromatine diffuse. Ce corps oblong s'arrondit, et est limité extérieurement par une mince membrane; le plasma d'abord homogène et transparent (fig. 12) présente un fin réseau, et les granules chromatiques au nombre de huit (comme nous avons vu, les sporoblastes en avaient quatre chacun) d'abord séparés, se rapprochent, viennent à être renfermés dans une membrane mince, qui sera la membrane du nouveau noyau, et à être reliés par des filaments grêles[4]. Chacun de ces huit granules représente dès à présent le noyau de chacun des huit spores en lesquelles les sporocystes se résoudront.

Pour acquérir ces données il faut faire une étude continue

1. Cuénot, Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. *Archives de Biologie*, 1900.
2. Léger, La reproduction sexuelle chez les *Ophryocystis*. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1900, p. 927-930.
3. Les éléments sexuels et la copulation chez les *Stylorhynchus*. *Comptes rendus Ac. d. Sc.*, 26 août 1901.
4. Dans les figures 12 et 13 j'ai représenté quelques sporocystes aussi avec un nombre de granules inférieur à huit, parce qu'ils se trouvent à des niveaux différents; mais on réussit à en compter huit seulement en faisant varier la mise au point de la préparation.

et minutieuse sur un matériel recueilli et fixé à diverses époques de l'année (je recueillais des Grégarines et les fixais chaque mois), parce que certains phénomènes du développement se manifestent clairement seulement à certains moments donnés.

Ayant observé que les deux syzygites restent séparés dans le kyste presque jusqu'à la complète formation des sporoblastes, et qu'on n'a d'abord aucune trace de fusion de ces derniers, je suis porté à croire que, dans la *Monocystis agilis* aussi, les sporocystes sont formés par la copulation de sporoblastes provenant de syzygites différents, comme **Siedlecki** l'a admis pour la *Monocystis ascidiæ*, et comme **Schaudinn** l'a remarqué pour le *Trichosphærium*, chez lequel des individus, provenant du même individu, ne s'accouplent jamais; **Léger** démontra très clairement chez les *Stylorhynchus* que les éléments qui entrent en jeu dans la copulation sont des *spermatozoïdes* et des *œufs*, et que tous les spermatozoïdes sont formés par l'une des Grégarines enkystée et tous les ovules par l'autre : il y a donc, dans un kyste normal, une *Grégarine mâle* et une *Grégarine femelle.*

Les corps décrits plus haut représentent déjà les jeunes *sporocystes*, dans lesquels se développeront les germes des nouvelles Grégarines.

Le sporocyste s'accroît, prend bientôt une forme oblongue (fig. 13), qui passe à une forme ellipsoïde aux extrémités pointues et avec un gros noyau pourvu d'un réseau chromatique très distinct, avec des globules de chromatine évidents (fig. 14).

Plus tard le noyau du sporocyste s'allonge dans la direction de l'axe longitudinal (fig. 15), et, par cet allongement, les mailles du réseau se déforment, tandis que les granulations chromatiques s'y distribuent également dans la masse allongée; j'ai observé ce fait plus d'une fois dans des sporocystes fixés avec du sublimé alcoolique.

Ensuite cette masse s'étire, et il se produit un étranglement graduel dans la portion centrale (fig. 16); la masse se divise à la fin en deux portions, bien rapprochées au commencement, et qui s'éloignent peu à peu l'une de l'autre pour rejoindre les deux pôles du sporocyste (fig. 17, 18, 19).

Le stade représenté par la figure 16 n'a été observé par moi que peu de fois, dans des sporocystes fixés par du sublimé alcoolique et colorés par de l'hématoxyline de Heidenhain, tandis que j'ai trouvé plusieurs fois le noyau allongé. Durant la séparation des deux masses qui résultent du rétrécissement du noyau on n'observe aucune modification du cytoplasma qui l'entoure, en d'autres termes, on ne voit aucune trace de fuseau ni de formations quelconques de nature kinoplasmatique, comme **Wolters** et d'autres l'ont admis. Par conséquent nous avons ici affaire à un processus de division nucléaire, qu'on peut appeler intermédiaire entre la division directe et la division mitotique, processus qu'on observe assez souvent chez les animaux unicellulaires, et qui a été décrit par **Cuénot** pour les Grégarines du Grillon domestique. En effet, quoique le noyau soit pourvu d'un réseau de linine et de granulations connexes de chromatine, ces portions ne sont pas sujettes aux modifications qui précèdent et accompagnent la mitose, mais elles se bornent à se transporter de part et d'autre dans les deux noyaux fils. Il n'y a pas non plus disparition de la membrane nucléaire ni formation de plaque équatoriale.

Les deux nouveaux noyaux formés s'allongent à leur tour, et donnent naissance par un processus analogue, à quatre noyaux, et ces derniers, de même, à huit noyaux, disposés quelquefois symétriquement, mais plus souvent encore sans aucun ordre, dans la masse protoplasmatique (fig. 20, 21, 22).

On observe assez fréquemment ces noyaux allongés avec des fixateurs et des colorants divers.

La formation de ces noyaux dans un sporocyste n'a pas lieu, ordinairement, à un même moment, comme on pourrait le penser, mais à des époques différentes : en effet, on trouve des sporocystes à tous les stades avec un, avec deux, trois, jusqu'à huit noyaux, ce qui prouve que les formations nucléaires ne sont pas synchrones.

Du reste je ne suis pas d'accord avec **Wolters**, quand il prétend qu'il y a séparation en deux masses de la substance chromatique à cause de la disparition de la membrane, ce qui lui fait penser qu'il s'agit ici d'une mitose.

Il est prouvé que les données de **Wolters** ne doivent pas être considérées comme sûres à cause des méthodes défectueuses de préparation qu'il a employées; du reste, il dit lui-même qu'il n'a pas réussi à réunir une série non interrompue de figures pour vérifier ce mode de division.

Il est vrai que j'ai trouvé une fois, dans mes préparations, le noyau, dans lequel la substance chromatique n'était pas disposée en deux masses séparées, mais la membrane nucléaire existait (fig. 24); plusieurs fois, au contraire, j'ai observé des noyaux plus ou moins allongés, dans lesquels la substance chromatique était disposée dans toute leur masse.

C'est pourquoi je n'hésite pas à voir dans la formation des noyaux des spores une division directe de la manière expliquée ci-dessus.

Quant à la structure des noyaux qui se constituent ainsi dans le sporocyste, on peut dire que celle-ci reste invariable jusqu'aux dernières divisions; ce ne sont que les dimensions des noyaux qui diminuent un peu, et cela a lieu aussi dans les processus ultérieurs.

D'un autre côté, en jetant un coup d'œil sur mes figures, on peut observer que la masse de la substance nucléaire s'est accrue successivement, quoique les noyaux fils de la seconde et troisième génération soient, comme nous l'avons dit, un peu plus petits.

Par conséquent il est évident que le cytoplasma du sporocyste a concouru, comme matériel de nutrition, à la formation de ces noyaux.

Durant la formation de ces noyaux fils, le cytoplasma s'accroît au point qu'il occupe presque tout l'intérieur du sporocyste, au moment où les huit noyaux se sont formés. On remarque alors deux membranes : l'une intérieure, à laquelle on a donné le nom d'endospore, l'autre extérieure, appelée épispore. (Pour être plus exact, je propose de remplacer la dénomination d'endospore par celle d'*endocyste*, et le nom d'épispore par celui d'*ectocyste*.)

Tandis que l'ectocyste se termine en pointe aux deux pôles, l'endocyste se termine par deux « renflements en boutons ». Les

huit noyaux tendent tous vers l'équateur du sporocyste, et le moment arrive où tous les huit noyaux s'y trouvent disposés à distances égales entre eux, presque accolés à la paroi, et tous dans la zone équatoriale. En effet, dans une coupe de ces sporocystes on voit clairement les huit noyaux disposés circulairement dans la zone (fig. 23).

De ce stade on passe à celui où commencent à apparaître, dans le plasma du sporocyste, des divisions, des parois de séparation, disposées parallèlement à l'axe longitudinal, passant entre deux noyaux, et naturellement au nombre de huit. Ces parois deviennent de plus en plus évidentes; chacun des huit noyaux, d'abord d'une forme arrondie, s'allonge, et le plasma est finalement divisé en huit quartiers, disposés comme ceux d'une orange, dans lesquels le noyau prend de nouveau la structure réticulée; les noyaux prennent, plus tard, une forme ronde et présentent des granules intensément colorés, suspendus dans une substance moins colorable : les spores se sont formées ainsi, et nous avons le sporocyste mûr.

Il n'est pas rare d'observer, dans un seul kyste, tous les changements qui ont lieu après la copulation des sporoblastes, de manière qu'on peut dire qu'il n'y a pas de contemporanéité dans la formation des sporocystes.

Dans un grand nombre de kystes on trouve exclusivement des sporocystes avec les huit noyaux répandus dans le plasma : cela montre que, comme il n'y a pas contemporanéité dans leur formation, il doit s'écouler un certain temps avant que le sporocyste mûrisse, sans quoi on devrait toujours trouver des sporocystes réunis à un même degré de développement.

De la forme de ce sporocyste il a été parlé longuement par **Lieberkühn** et **A. Schneider**, lesquels divisèrent les spores, comme ils les appelaient, en simples et concrètes, ces dernières dérivant de l'union de deux ou trois des premières. **A. Schneider** va encore plus loin : il dit qu'il ne peut penser que des variations si nombreuses dans la forme des spores puissent être attribuées à une simple concrescence, et il admet un polymorphisme.

Pour confirmer cela, il ajoute que cet avis s'impose presque

quand on jette les yeux sur une planche où il a représenté les différentes modifications des spores de la *Monocystis* du Lombric. En effet, dans la planche XXII de son travail, il donne une série de 58 figures de spores, dont la moitié, ou plus, ont la forme typique de nacelles, et ne diffèrent entre elles que par leur contenu, représentant des stades divers de développement; les autres ne représentent que des superpositions de deux ou plus de ces nacelles, qui ont pris, par hasard, une forme un peu irrégulière. Quelques-unes de ces figures ne représentent même ni sporoblastes, ni sporocystes.

La forme typique de nacelle que prend le sporocyste est toujours régulière, et ce n'est que dans le cas de superposition de deux ou plusieurs d'entre eux, — ce qui arrive rarement dans les coupes au microtome, — que j'ai trouvé des figures semblables à celles que **Schneider** donne dans sa planche ; ces figures se résolvent très clairement, quand on met diversement la préparation au point.

Sur la même vésicule on peut observer des kystes qui renferment des sporocystes de la même forme, mais de grandeur différente ; c'est pourquoi on a pensé à une division en macrospores et en microspores chez la *Monocystis agilis*.

Cependant des observations ultérieures ont montré qu'il y a des espèces diverses de Grégarines dans les testicules du Lombric ; **Schneider** aussi a observé que cette concomitance de sporocystes de grandeurs diverses devait être supposée comme dérivant d'espèces diverses. **Henneguy**[1] dit qu'il existe dans le testicule du Lombric au moins deux espèces de *Monocystis*, et **Ruschhaupt** en indiqua cinq. Parmi les 7 ou 8 espèces de *Monocystis* qu'hébergent les Lombrics, **Cuénot** put en caractériser 4, les plus communes. Dans mes préparations j'ai trouvé presque toujours des kystes avec un contenu pouvant être rapporté à une seule Grégarine, à la *Monocystis agilis*, et ses individus adultes que j'ai examinés pouvaient être considérés comme appartenant à cette espèce.

Toutefois j'ai trouvé, mais rarement, des kystes avec des

1. Henneguy, Formation des spores de la Grégarine du Lombric. *Ann. Micr.*, Paris, fasc. I, 1888-1889.

sporocytes de dimensions diverses, c'est-à-dire plus grands, et qui présentaient les mêmes formes de développement que ceux des autres kystes plus communs; par conséquent je pense, moi aussi, que nous sommes ici en présence d'une autre espèce.

Afin que les spores contenues dans le sporocyste puissent se développer, il est indispensable que la paroi de ce dernier se rompe.

Or il n'est pas facile de décider si cela se passe dans l'intérieur du corps du Lombric ou à l'extérieur; une fois seulement j'ai observé un sporocyste éclaté, qui contenait encore trois spores dans son intérieur.

Ce cas isolé ne peut certainement pas être considéré comme une règle générale, c'est-à-dire que les sporocytes évacuent leur contenu au milieu des testicules dans lesquels ils ont crû.

Je pense qu'il est nécessaire que les sporocystes sortent du testicule afin que les spores puissent être mises en liberté; dans le cas contraire on devrait trouver une grande quantité de sporocystes vidés plus ou moins complètement.

De mes recherches je tire les conclusions suivantes :

1° La *Monocystis agilis* Stein possède à l'état adulte un noyau pourvu d'une membrane qui contient un gros karyosome vacuolaire avec substance chromatique diffuse; un noyau ainsi formé se trouve aussi dans des Grégarines au commencement de leur enkystement.

2° Dans les deux animaux enkystés, ce noyau (*noyau primaire*) verse son contenu dans le cytoplasma, et donne naissance à un fuseau (*noyau secondaire*);

3° Le noyau primaire est destiné à disparaître peu à peu; un acte copulatif de ce noyau primaire avec le noyau primaire correspondant de l'autre syzygite n'est pas admissible; il n'y a donc pas karyogamie;

4° La disparition du noyau dans la *Monocystis agilis* peut être comparée, comme **Siedlecki** l'a fait pour la *Monocystis ascidiæ*, à ce qui se passe dans l'*Adelea ovata*[1], pour la maturation des macrogamètes;

1. Siedlecki, Étude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata*, Schn. *Annales de l'Institut Pasteur*, février 1899.

5° Le noyau secondaire, par des divisions mitotiques, donne naissance à un grand nombre de noyaux très petits, qui ont aussi l'aspect de fuseaux et qui formeront les noyaux des sporoblastes. Ces fuseaux se voient difficilement et leur quantité fait penser que la chromatine dans le cytoplasma des deux syzygites se trouve à un état diffus.

6° La substance chromatique se présente plus tard sous la forme de petits granules, auxquels s'accole une petite portion de protoplasma : il se forme ainsi des sporoblastes.

7° Dans la *Monocystis agilis* du Lombric, nous devons admettre le rapprochement et la fusion de deux de ces sporoblastes, c'est-à-dire leur copulation.

8° De la copulation des sporoblastes dérivent les sporocystes, dont le noyau formé d'abord de huit granules chromatiques prend ensuite une structure spéciale, et se divise par un processus, qui sert de passage entre la fragmentation et la mitose. Ce processus donne ainsi naissance à deux, à quatre, à huit noyaux, qui deviennent les huit spores, en lesquelles les sporocystes se résolvent.

* * *

Le cycle de développement de la *Monocystis agilis* peut être représenté par le schéma suivant :

Spore-individu mûr	*enkystement*	*conjugaison*	*n sporoblastes*	*copulation*	*n sporocystes* { avec 8 sporés chacun } *n spores.*
Spore-individu mûr			*n sporoblastes*		

Il résulte de ce schéma que les Grégarines présentent le phénomène sexuel en deux phases, tandis que les autres groupes de Protozoaires, et surtout les Rhizopodes et les autres animaux, le présentent dans une phase seule.

Le rapprochement intime de deux individus qui précède la sporulation, sans qu'il y ait karyogamie, rapprochement identique au début à la vraie conjugaison, indique, comme **Rhumbler** et **Cuénot** le font remarquer justement, que la fécondation

karyogamique, telle que nous la connaissons chez les Protozoaires isogamiques, ne s'établit pas du premier coup, mais qu'elle doit être la fin d'une série d'étapes qui n'ont pu disparaître toutes de la nature actuelle. L'attraction chimiotactique des Grégarines peut être regardée (**Cuénot**) comme la première de ces étapes dans le développement phylogénétique de la fécondation; seulement les Grégarines ne dépassent pas cette étape, mais elles se bornent à sporuler côte à côte, sans que l'attraction mutuelle de deux cellules soit suivie d'une attraction chimiotactique des noyaux (**Cuénot**).

Rhumbler avait exposé, avant **Cuénot**, une idée semblable à propos des Rhizopodes.

Vallombrosa, École Royale Forestière, Juillet 1901.

Explication de la planche V.

Fig. 1. — Structure du noyau de la *Monocystis agilis* avant l'enkystement. Fixation sur lame par le liquide de Flemming et coloration par le vert à l'iode et la fuchsine (méthode de Zimmermann).

Fig. 2. — Noyau avec le karyosome au contact de la membrane nucléaire. Coupes fixées par l'alcool à 70° et colorées par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 3. — Noyau avec le karyosome qui déverse une partie de son contenu dans le cytoplasma de l'animal enkysté. Alcool à 70°, hématoxyline ferrique.

Fig. 4. — Deux kystes réunis entre eux, ayant deux portions d'enveloppe kystique totalement résorbées à leur point de contact. Sublimé, hémalun.

Fig. 5. — Dans le cytoplasma et à la périphérie de chaque syzygite, à côté d'un noyau (pourvu d'une membrane et d'un karyosome), se trouvent des formations qui ont l'aspect de fuseaux. Alcool à 70°, paracarmin alcoolique de Mayer.

Fig. 6. — Chacun des deux syzygites présentait un noyau (avec membrane et karyosome) et en même temps les mêmes figures fusiformes. Alcool à 70°, hématoxyline ferrique.

Fig. 7. — Un fuseau qui montre une plaque équatoriale distincte. Alcool à 70°, vert à l'iode et fuchsine.

Fig. 8. — Dans le cytoplasma, à structure réticulée, de chaque syzygite on voit répandus des granules isolés, intensément colorés, dans les points de rencontre des mailles du réseau plasmatique. Sublimé et vert à l'iode et fuchsine.

Fig. 9, 10. — Individualisation de ces granules en sporoblastes. Sublimé alcoolique, hémalun.

Fig. 11. — Rapprochement, contact intime et fusion de deux sporoblastes. Sublimé alcoolique, hémalun.

Fig. 12. – Corps qui résultent de la fusion de deux sporoblastes et qui représentent les jeunes sporocystes. Sublimé alcoolique, hémalun.

Fig. 13 22. — Sporocyste en voie d'accroissement qui prend une forme oblongue et passe à la forme ellipsoïde, aux extrémités pointues.

Fig. 13. — Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 14. — Sporocyste avec un gros noyau, pourvu d'un réseau chromatique très distinct et avec des globules de chromatine évidents. Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 15. — Le noyau du sporocyste s'allonge dans la direction de l'axe longitudinal. Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 16. — La masse allongée du noyau, par un étranglement graduel dans la portion centrale, se divise en deux portions. Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 17, 18, 19. — Ces deux portions, rapprochées au commencement, s'éloignent peu à peu l'une de l'autre. Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 20, 21, 22. — Ces deux nouveaux noyaux s'allongent à leur tour et donnent naissance à quatre noyaux, et ces derniers à huit noyaux. Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 23. — Coupe de sporocyste où tous les huit noyaux s'y trouvent disposés circulairement dans la zone équatoriale. Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 24. — Sporocyste avec le noyau dans lequel la substance chromatique n'était pas disposée en deux masses séparées, mais la membrane nucléaire existait. Sublimé alcoolique, hématoxyline de Heidenhain.

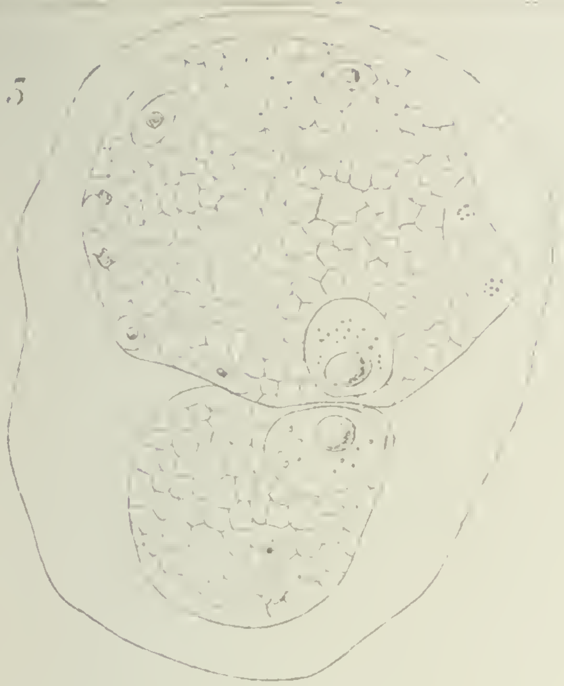
Fig. 25, 26. — Contenu protoplasmique d'un kyste résous en un grand nombre de corps ronds, qui ont une homogénéité et une réfraction spéciales, dans les plus petits avec un point central plus réfringent, dans les plus grands avec une petite bande moyenne, présentant la même réfringence, tantôt simple, tantôt bifurquée ou de formes diverses. Alcool à 70°, triple coloration de Flemming.

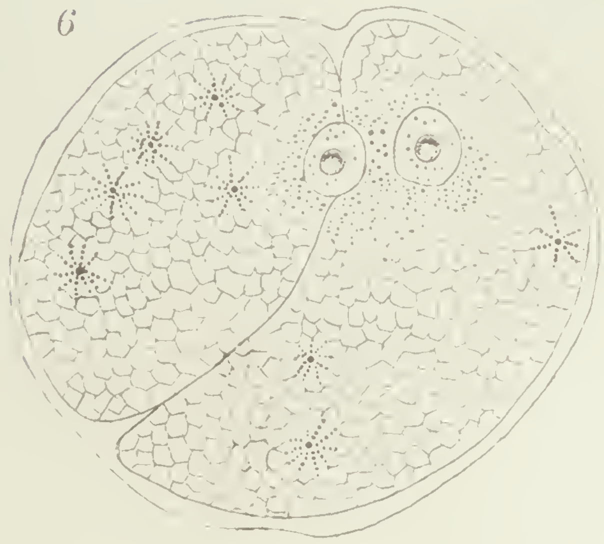
Le gérant : **P. Bouchez.**

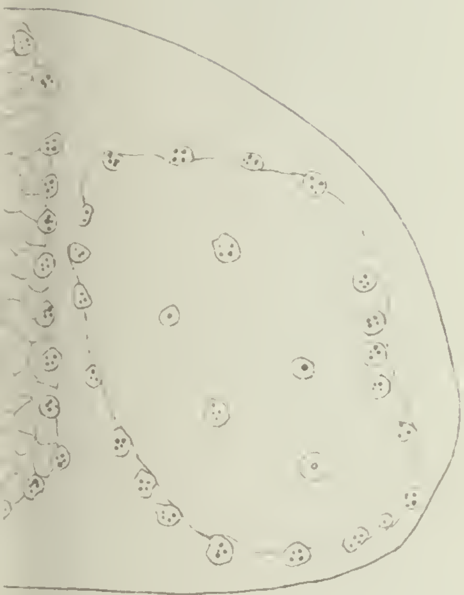
Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD. — 1902-1780.



G. Cecconi del.







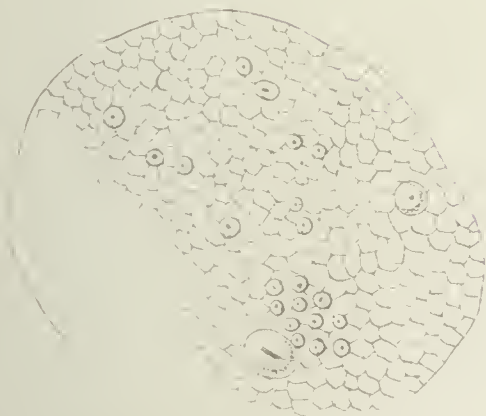


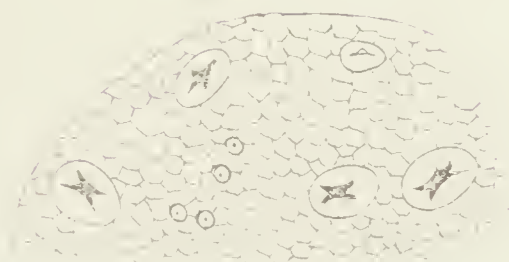












o.Cassas lith. Paris

NOTE

SUR LE

DÉVELOPPEMENT PRIMITIF DE LA CAILLE

(*COTURNIX COMMUNIS*, BONN)

Par **Paul MITROPHANOW**
Professeur à l'Université de Varsovie.

PLANCHE VI.

La note actuelle [1] a pour objet quelques stades primitifs du développement de l'œuf de la Caille pondu et non couvé, de même que ceux qu'on a obtenus après une incubation artificielle pendant les premières dix heures.

Le matériel dont j'ai disposé était accidentel et paraît être, d'après la saison, tout à fait exceptionnel. Au mois d'août de l'année 1901, je me trouvais dans le midi de la Volhynie; à l'époque de la moisson, les paysans trouvent souvent des nids de Caille avec des œufs, et on m'en apporta une partie le 12/25 août. Le premier œuf que j'ouvris était fraîchement pondu, mais il avait souffert de secousses étant tombé d'abord entre les mains des enfants de paysans. Cette circonstance me décida d'être plus attentif pour les autres œufs dont il ne restait plus que cinq. L'un d'eux fut ouvert sans être couvé, et les autres furent mis en incubation dans une étuve à une température 38°, 5 C. Deux de ces œufs furent ouverts après sept heures, l'un après dix heures et un autre après dix heures et demie d'incubation.

1. Cette note est un supplément à mes articles publiés antérieurement : 1° Ueber die erste Entwicklung der Krähe (*Corvus frugilegus*), et 2° Beiträge zur Entwicklung der Wasservögel, parus dans la *Zeitschrift für wissensch. Zoologie*, Bd LXIX, 1901, et Bd LXXI, 1902. Elle compose aussi, en russe, la livraison XXV des *Travaux du Laboratoire zootomique de l'Université de Varsovie*.

Septembre 1902.

Un seul œuf (de ceux qui furent ouverts après 7 heures) se trouva ne pas être développé et paraissait ne pas avoir été fécondé; il avait aussi souffert des secousses, car la chambre à air était déplacée de côté. Les quatre autres œufs avaient des blastodermes que nous allons décrire.

La circonstance que les Cailles pondaient encore dans une saison si avancée avait attiré mon attention; j'ordonnai de m'apporter tous les œufs qu'on aurait encore trouvés, — mais c'était trop tard; la moisson était finie; on ne m'apporta pas beaucoup d'œufs et ils contenaient tous des embryons déjà développés, dont les plus jeunes possédaient déjà des traces de plumage. Avec la fin de la moisson les conditions du couvage des œufs ne sont pas favorables pour les Cailles, et on peut supposer par conséquent que la ponte des œufs au mois d'août est pour cette contrée un phénomène exceptionnel [1].

Technique. — Les bastodermes furent enlevés dans une solution de 3 p. 100 d'acide nitrique, d'après le procédé que j'ai déjà publié [2]; ils furent colorés avec le carmin aluné, étudiés et dessinés *in toto* dans du baume de Canada. Deux blastodermes furent photographiés (pl. VI). Une partie d'entre eux fut étudiée en coupes.

1. *L'œuf non couvé.* — Il paraît que la disposition intérieure des parties dans cet œuf n'avait pas subi de changement : la chambre à air occupait une position normale [3]. Le blastoderme était légèrement étendu (fig. 1) le long de l'axe longitudinal et avait une longueur de 3,75 mm. et une largeur de 3,12 mm. [4]. Les dimensions et la différenciation intérieure prouvent que l'œuf avait déjà probablement été couvé naturellement, mais en tout cas, à en juger d'après les autres œufs,

1. On suppose tout de même que les Cailles dans la Russie méridionale font ordinairement deux éclosions par an : à la fin du mois de mai, et au mois d'août.
2. P. Mitrophanow, Beobachtungen über die erste Entwickelung der Vögel. *Anatomische Hefte*, XXXIX, 1899, p. 197-210.
3. Dans des conditions anormales la chambre à air se déplace souvent de côté.
4. Toutes les mesures ont été prises sur les préparations dans du baume de Canada.

pendant un court espace de temps. Ce blastoderme présentait aussi des déviations monstrueuses incontestables.

L'anomalie se manifeste d'abord par les dimensions relativement petites de l'aire pellucide (1,05 mm. de longueur tout au plus) qui occupe le milieu du disque, de manière que le bord antérieur de l'aire opaque (1,2 mm.) est beaucoup plus étroit que le postérieur (1,5 mm.). Puis dans la région antérieure de l'aire pellucide on voit parallèlement à son bord une formation qui rappelle le croissant antérieur de **Duval**, mais il est douteux qu'elle lui corresponde entièrement (fig. 2, *a*; pl. VI, phot. 1);

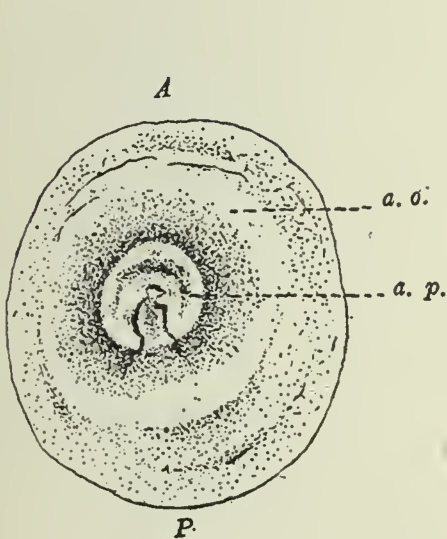


Fig. 1. — Blastoderme de la Caille d'un œuf non incubé; grossis. 12 fois. *A*, extrémité céphalique; *P*, extrémité postérieure du blastoderme; *a. o*, aire opaque; *a. p*, aire pellucide.

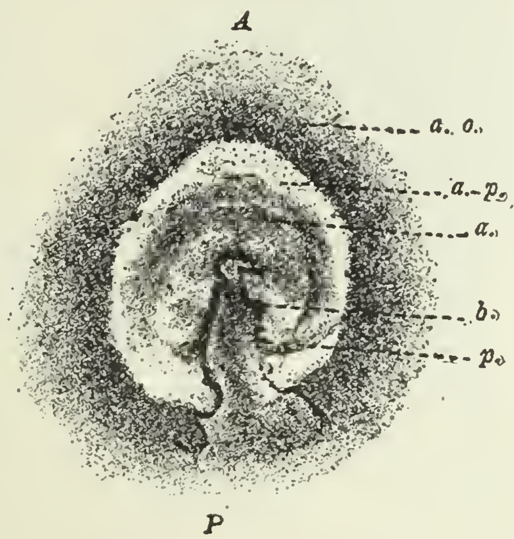


Fig. 2. — Aire pellucide de la figure 1; grossis. 30 fois; *a*, croissant antérieur; *b*, plis ectodermiques; *a. o.* aire opaque; *a. p*, aire pellucide; *p*, rudiment de la ligne primitive.

enfin derrière ce croissant se trouvent, le long de la ligne médiane, deux plis longitudinaux qui se joignent en avant (fig. 2, *b*) et qui renferment la ligne épaissie de l'ectoderme, apparaissant ici comme le rudiment de la ligne primitive (fig. 2, *p*).

En voyant cette préparation, on peut penser que l'incubation avait duré dans ce cas au moins quelques heures, mais l'étude des autres œufs du même nid confirme la supposition que cet œuf avait peut-être été pondu plus tôt que les autres et avait pu commencer à se développer sous l'influence de certaines conditions accidentellement favorables (p. ex., sous l'influence des rayons solaires) encore avant l'incubation normale. Cette circonstance et le fait que le développement commencé s'interrompait (la nuit quand la température s'abaisse considérable-

ment à cette époque de l'année) expliquent peut-être l'aspect anormal du blastoderme que nous décrivons (pl. VI, phot. 1).

2. Après sept heures d'incubation, à une température de 38°,5 C., un seul œuf sur deux se développa; l'autre présentait une cicatricule en forme d'un petit nœud blanchâtre de forme irrégulière, comme cela s'observe généralement en cas de développement arrêté dans les œufs de la Poule.

J'ai choisi la période d'un développement de sept heures par analogie avec les œufs de Poule et de Canard, espérant amener dans le blastoderme des changements qui précèdent la formation de la ligne primitive. A en juger d'après l'étude *in toto* mon espoir ne fut pas déçu. J'obtins un blastoderme aux contours presque ronds, dont le diamètre était environ de 4 mm. — 4,2 mm. Malheureusement, le vitellus, collé en bas de la préparation, ne permit pas, d'après l'étude *in toto*, d'avoir une idée tout à fait nette des dimensions de l'aire pellucide et de sa différenciation intérieure. Une tache plus claire et petite, aux contours plus déterminés et ressemblant à un fer à cheval, apparut comme l'expression de la cavité sous-germinale commençant à se développer; dans la région de cette dernière apparaît faiblement la différenciation de l'ectoderme (fig. 3).

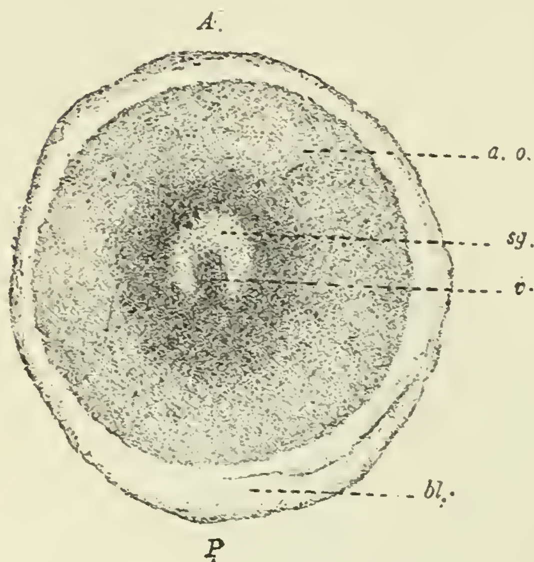


Fig. 3. — Blastoderme de la Caille après sept heures d'incubation : grossis. 12 fois. *A*, extrémité céphalique ; *P*, extrémité postérieure ; *a. o*, aire opaque ; *a. p*, aire transparente ; *sg*, cavité sous-germinale ; *v*, promontoire vitellin ; *bl*. zone périphérique du blastoderme.

Les coupes longitudinales montrèrent d'abord que ce qui avait été enlevé du vitellus (4,2 mm.) est en réalité plus que le blastoderme : ce dernier mesure en coupe, avec le bord ectodermique (très peu considérable), débarrassé du vitellus, un diamètre longitudinal d'environ 3,2 mm. (sur le blastoderme intact environ 3,5 mm.), de sorte que la zone environnant le blastoderme est formée de vitellus qui s'est collé à la membrane vitelline. Le croquis pris de la préparation *in toto* indique assez justement la limite du blastoderme; ainsi toute la différenciation

observée se trouve aussi dans ce cas au centre du blastoderme (fig. 3).

Sur les coupes, le blastoderme est, sur toute son étendue distinctement séparé du vitellus et se compose, à la périphérie, d'un bourrelet assez épais (d'environ 90 μ) de l'entoderme vitellin et de l'entoderme qui n'en est pas encore séparé et qui le recouvre d'une mince couche.

Le blastoderme n'est séparé du vitellus dans la région médiane que par la cavité sous-germinale qui commence à se former. La tache claire aux contours en forme de demi-lune, que nous voyons sur le croquis d'une préparation *in toto* (fig. 3), donne en partie une idée de sa forme.

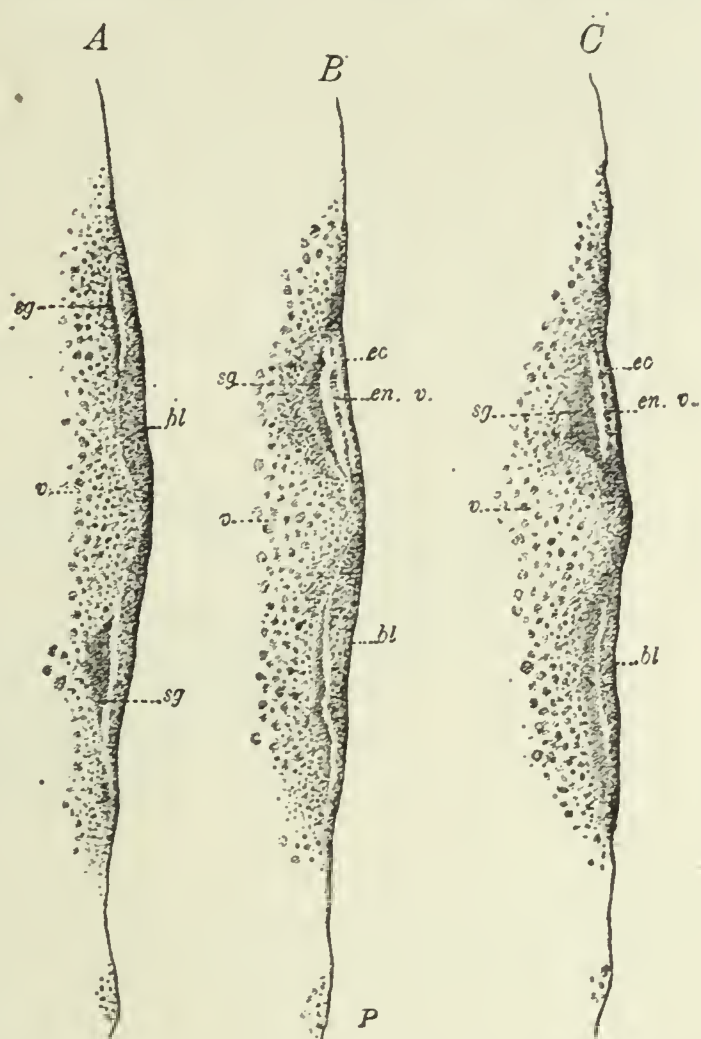


Fig. 4. — Trois coupes longitudinales du blastoderme de la figure 3; grossis. 24 fois; coupe *A* de la moitié gauche à la limite de la cavité sous-germinale : coupe *B*, plus près du centre. coupe *C*, au milieu; *P*, extrémité postérieure; *bl*, blastoderme non différencié; *sg*, cavité sous-germinale remplie d'une substance coagulée; *v*, vitellus; *ec*, ectoderme; *en. v*, entoderme vitellin.

Les coupes montrent cependant que la cavité sous-germinale existe en outre dans la région postérieure du blastoderme (fig. 4, A, B, C, *sg*); sur la préparation *in toto* on ne la remarquait pas, vu le manque de transparence du blastoderme assez épais à cet endroit. La tache claire susindiquée ressortait distinctement parce que le blastoderme au-dessus était plus mince, puis parce qu'ici apparaît, comme on le verra plus tard, la cavité secondaire de segmentation et qu'enfin la cavité sous-germinale elle-même avait ici une profondeur considérable (de 0,1 mm. environ); sur les coupes elle est presque entièrement remplie d'un contenu uniforme et granuleux (fig. 4, *sg*). La forme en fer à cheval de cette partie de la cavité sous-germinale s'explique par cela que la partie centrale du blastoderme non

différencié, contiguë au vitellus, existe en avant sous forme de promontoire et y est représentée de la manière la plus caractéristique. Grâce à l'abondance de noyaux à cet endroit, cette partie de blastoderme semble être sur les coupes plus intensivement colorée; les deux couches embryonnaires primitives, l'ectoderme et l'entoderme vitellin, y sont encore étroitement unies ensemble et ne sont pas nettement séparées du vitellus, dont la partie ressortante, prenant part à la formation du promontoire mentionné, repousse entièrement à cet endroit la cavité sous-germinale.

L'ectoderme commence à peine à se séparer seulement dans

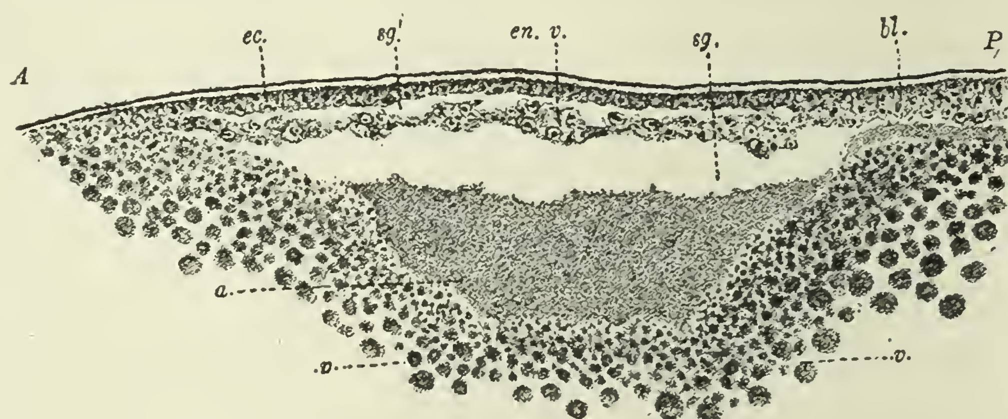


Fig. 5. — Partie d'une coupe du milieu du blastoderme de la figure 3 et 4; grossis. 130 fois; *a*, coagulation granuleuse dans la cavité sous-germinale; la ligne à la surface de la préparation représente la membrane vitelline; *A*, extrémité céphalique; *P*, extrémité postérieure du blastoderme; *ec*, ectoderme; *en. v*, entoderme vitellin; *bl*, blastoderme non différencié; *sg*, cavité sous-germinale; *sg'*, cavité de segmentation secondaire; *v*, vitellus.

la région au-dessus de la cavité sous-germinale; au-dessous de cette couche embryonnaire apparaît, sous l'aspect d'une fente étroite, la cavité secondaire de segmentation (fig. 4, B et C, *ec*; fig. 5, *ec*, *sg'*).

L'épaisseur la plus considérable de l'ectoderme séparé est au centre de 25-30 μ, aux bords de la cavité sous-germinale de 15-20 μ et au-dessus du vitellus elle est encore moins considérable, n'atteignant que 10 μ (fig. 5).

L'entoderme vitellin (*en. v.*) au-dessus de la cavité sous-germinale (*sg*) est particulièrement mince, ayant la forme d'une plaque inégale, à certains endroits plus mince que l'ectoderme voisin, mais dont l'épaisseur varie continuellement par suite de l'agglomération d'éléments vitellins. Aux endroits où les deux couches se touchent, leur épaisseur commune est de 40-45 μ. Der-

rière la cavité sous-germinale, dans la région du promontoire susmentionné, où l'on observe une abondance de noyaux, le blastoderme présente une plaque compacte de 60 μ d'épaisseur. Cette partie, correspondant au centre du blastoderme, représente sa plus grande croissance aux stades de développement précédents. L'entoderme vitellin peut être plus puissant aux autres endroits du blastoderme, mais il y est plus pauvre en éléments cellulaires et contient en grande quantité des éléments vitellins comparativement peu changés.

La préparation que nous venons de décrire ne présente, après sept heures d'incubation, que le commencement de la séparation de l'aire pellucide qui n'a pas encore de contours déterminés. C'est à peine si dans cette région l'ectoderme commence à devenir une couche indépendante et son épaisseur est encore très insignifiante.

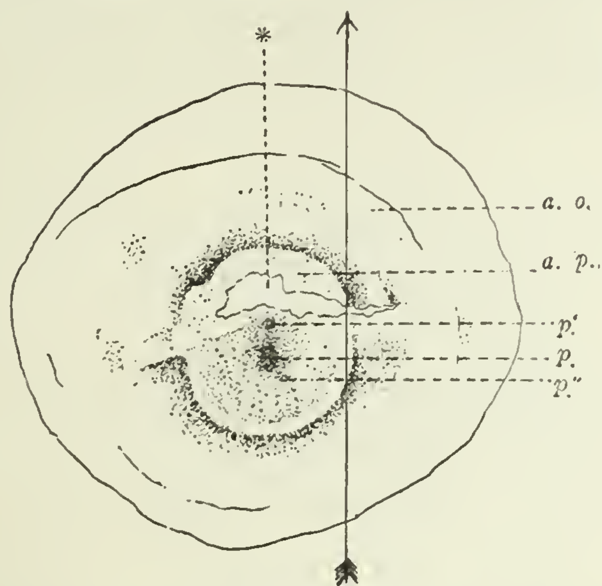


Fig. 6. — Blastoderme de la Caille après dix heures d'incubation d'après sa position sur le vitellus; grossis. 9 fois; le trait montre la direction des coupes: *. rupture du blastoderme; *a. o.* aire opaque; *a. p.* aire pellucide; *p*, nœud primitif; *p'*. *p''*. amas de l'entoderme vitellin.

3. Le blastoderme, enlevé après dix heures d'incubation, se présente sous l'aspect suivant : il a des contours ronds et ses dimensions atteignent à 5,6 mm. et en largeur à 6,25 mm. (fig. 6). Il faut cependant remarquer que cette forme est probablement le résultat du traitement, car la préparation se trouva être un peu déchirée au milieu, du reste sans que cette circonstance pût empêcher l'étude des détails intérieurs.

L'aire pellucide avait une position légèrement excentrique : le bord de l'aire opaque avait en avant, conformément à la position sur le vitellus, une largeur de 1,8 mm. et en arrière de 1,3 mm.; la longueur de l'aire pellucide était de 2,5 mm. et la largeur de 1,9 mm. Sa partie antérieure était plus transparente, et dans la postérieure semblaient apparaître des groupes d'éléments vitellins (fig. 6).

La formation la plus remarquable dans l'aire pellucide était

un épaississement noueux, ayant une longueur de 0,2 mm. et éloigné du bord antérieur de l'aire pellucide de 1,4 mm. et du postérieur de 0,9 mm. Cet épaississement représente évidemment le nœud primitif (fig. 6, *p*), que nous connaissons déjà chez d'autres Oiseaux [1]. L'ectoderme voisin apparaît épaissi et on a pu y remarquer une différenciation axiale en avant et en arrière du nœud. En avant ressortait faiblement une sorte de petit îlot, et en arrière, un peu à gauche, — et encore plus faiblement, — une courte ligne (fig. 6, *p'* et *p''*). Tel était le tableau général, à en juger d'après la position du bastoderme sur le vitellus. Les coupes, faites dans une direction longitudinale, ont pourtant prouvé qu'une telle explication était fausse, que la position du blastoderme sur le vitellus était irrégulière et que le bout céphalique du germe, lors d'une position normale de l'œuf, était dans ce cas tourné du côté de l'observateur (fig. 7).



Fig. 7. — Blastoderme de la figure 6 dans sa position naturelle; grossis. 9 fois; *A*, extrémité céphalique; *P*, extrémité postérieure.

Le blastoderme fut débité en coupes avec l'enveloppe vitelline, ce qui garantit l'intégrité de toutes les parties de la préparation, quoiqu'elle ait été un peu déchirée pendant le traitement. Il s'ensuivit de cet endommagement qu'une partie du vitellus se trouva entre l'enveloppe vitelline et la surface extérieure du blastoderme, sans avoir endommagé ce dernier et sans avoir eu de suites funestes pour sa conservation; c'est ce que prouvent les nombreuses figures caryokinétiques, de sorte que les préparations sont intéressantes au point de vue cytologique autant qu'au point de vue morphologique.

Les coupes montrèrent que les feuillets embryonnaires dans la région de l'aire pellucide sont sur cette préparation entièrement séparés et présentent une différenciation indépendante (fig. 8).

Dans la région de l'aire opaque l'ectoderme recouvre l'anneau

1. Op. cit. *Anatomische Hefte*, XXXIX; *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LXIX, LXXI.

vitellin du bourrelet entodermo-vitellin en mince couche, représentée à la périphérie par des cellules plates.

Sur la limite de l'aire opaque et de l'aire pellucide, les cellules superficielles s'avancent par-ci par-là dans le bourrelet vitellin, formant une série d'îlots avec d'abondantes figures

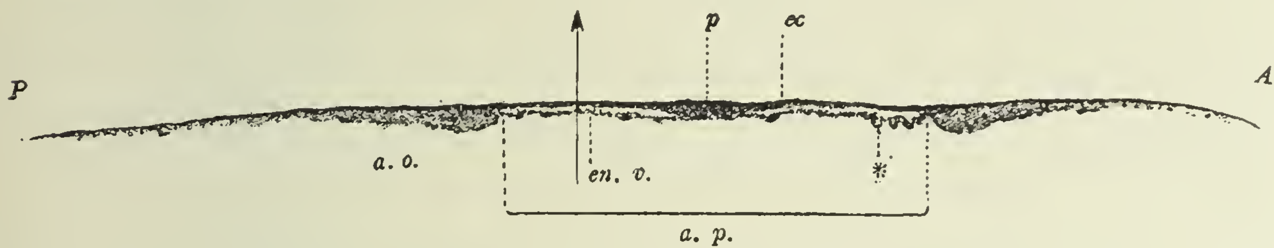


Fig. 8. — Coupe longitudinale au milieu du blastoderme des figures 6 et 7; grossis. 26 fois; le trait montre le point de rupture du blastoderme (fig. 6); *, plis de l'entoderme vitellin dans la région céphalique de l'aire pellucide (*a. p*); *A*, extrémité céphalique; *P*, extrémité postérieure; *a. o*, bord de l'aire opaque; *ec*, ectoderme: *en. v*, entoderme vitellin; *p*, nœud primitif.

caryokinétiques; il ne peut être encore question d'une séparation complète de l'ectoderme dans la région de l'aire opaque.

Dans l'aire pellucide (fig. 8, *a. p.*) l'ectoderme est le long des bords plus mince et a une épaisseur d'environ 10 μ; plus près du centre il devient beaucoup plus épais (25 μ) et atteint enfin 43 μ dans la région du nœud primitif (fig. 8, *p*).

Dans toute la partie centrale de l'aire pellucide les éléments ectodermiques ont le caractère et la disposition en rangées de l'épithélium cylindrique (fig. 9, *ec*); il est possible de reconnaître aussi l'existence préliminaire de l'épaississement ectodermique, dont le centre ici est représenté par le nœud primitif (fig. 9, *p*).

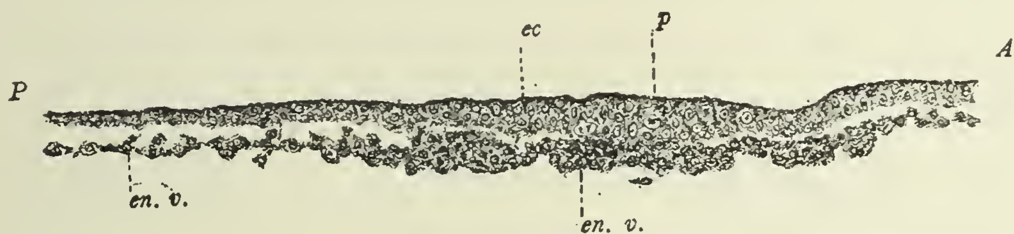


Fig. 9. — Partie de la coupe de la figure 8 contenant la région du nœud primitif *p*; grossis. 130 fois, *A*, extrémité céphalique; *P*, extrémité postérieure; *ec*, ectoderme; *en. v*, entoderme vitellin.

L'entoderme vitellin, qui apparaît sur cette préparation comme feuillet compact, est très compliqué; on y observe par-ci par-là des épaississements noueux et, dans la partie de l'aire pellucide qui semblait être, lors de l'étude *in toto*, la postérieure et se trouva en réalité être l'antérieure, il forme des plis, des

cavités, etc. (fig. 8, *). Grâce à lui, cette région avait sur la préparation examinée *in toto* avec un faible grossissement, un aspect granuleux (fig. 6 et 7).

Relativement au caractère du blastoderme, ce sont certainement les coupes médianes qui sont décisives, car elles renferment la différenciation axiale de l'aire pellucide. Ces coupes (fig. 8 et 9) prouvent qu'on observe la plus grande épaisseur de l'ectoderme dans la région *p* (fig. 6), qui était aussi le plus en relief sur la préparation *in toto* et était désignée sous la dénomination de nœud primitif. La différenciation la plus proche se dirigeant de côté (*p''*) n'avait aucun rapport avec l'ectoderme et s'explique par l'épaississement noueux de l'entoderme vitellin. Enfin l'îlot *p'*, qui ressortait particulièrement, n'avait pas non plus de différenciation particulière dans l'ectoderme; il était produit aussi par une partie de l'entoderme vitellin épaissi dans cet endroit. Il se trouve aussi que cette région présente la limite extrême de la différenciation axiale, qui commence en *p* et qui se montre ici encore plus faiblement (fig. 9).

Presque sur toute cette étendue, surtout dans la région du nœud primitif (*p*), l'entoderme vitellin touche intimement l'ectoderme épaissi, de sorte que sur les coupes apparaît une bande presque sans intervalles, qui atteint, dans la région *p*, 80 μ, dont 43 μ se rapportent à l'ectoderme et 37 μ à l'entoderme vitellin; dans la région *p'*, elle n'a pas plus de 50 μ, dont 30 μ se rapportent à l'ectoderme.

Cette circonstance indique que nous avons affaire non seulement au nœud primitif, mais aussi au commencement de la formation de la ligne primitive, ne mesurant que 0,4 mm. de longueur, dont 0,2 mm. se rapportent au nœud primitif.

L'épaisseur la plus considérable de la ligne primitive en *p*, de même que la différenciation voisine susindiquée de l'entoderme vitellin, appartenant à des stades plus avancés au croissant antérieur, donnent lieu à penser que l'embryon en question occupait sur le vitellus une position opposée à la normale et qu'en réalité le bord étroit de l'aire opaque correspondait, comme il le fallait, au bout céphalique. Ainsi tout le germe doit avoir un autre aspect (fig. 6 et 7) : *p* représente le point d'origine du

développement de la ligne primitive, qui atteint en p' sa limite extrême et se trouve en avant à une distance de 1,2 mm. des bords de l'aire pellucide, et en arrière à celle de 0,9 mm.

Cette préparation est particulièrement intéressante sous ce rapport que l'aire pellucide a conservé le long du bord postérieur des contours ronds (fig. 7), et la rupture n'a heureusement occasionné dans l'aire pellucide aucun dégât essentiel; peut-être l'aire pellucide s'est-elle seulement, grâce à cet accident, un peu

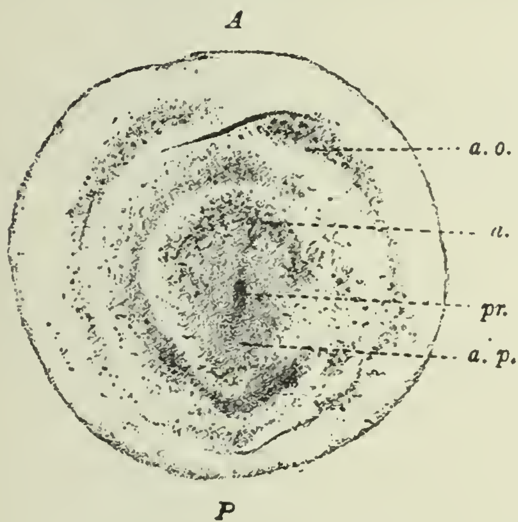


Fig. 10. — Blastoderme de la Caille après dix heures et demie d'incubation; grossis. 9 fois; *a*, amas du vitellus à la limite céphalique de l'aire pellucide; *pr*, nœud primitif avec la ligne primitive; *A*, extrémité céphalique; *a. o*, aire opaque; *a. p*, aire pellucide.

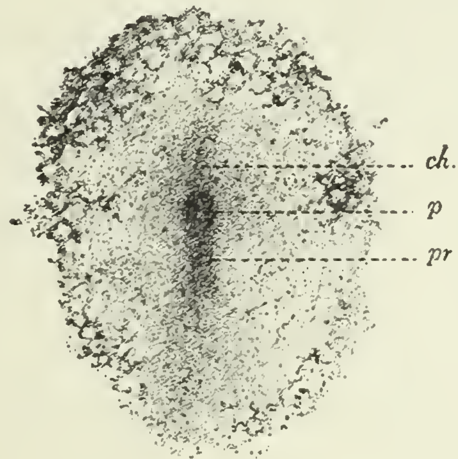


Fig. 11. — Aire pellucide (*a. p*) du blastoderme de la figure 10; grossis. 30 fois: *ch*, rudiment de la corde dorsale; *p*. nœud primitif; *pr*, ligne primitive.

déformée et s'est trouvée le long de l'axe longitudinal un peu plus étendue que cela n'était en réalité.

L'aspect granuleux et les petits points en avant du nœud primitif proviennent, comme nous l'avons indiqué, de la différenciation particulière de l'entoderme vitellin. La raie claire le long du bord de l'aire pellucide est aussi caractéristique pour le bout céphalique.

4. Le blastoderme (fig. 10), enlevé une demi-heure après le précédent, au bout de dix heures et demie d'incubation, présente immédiatement les complications suivantes. Ses dimensions sont presque les mêmes : un cercle d'environ 5,5 mm. de diamètre. L'aire opaque a une largeur en avant de 1,4 mm. et en arrière de presque 1 mm.; l'aire pellucide a une longueur de 3 mm.; en arrière elle est légèrement étendue et mesure 2,5 mm. à l'endroit le plus large, dans la région antérieure.

Le milieu de l'aire pellucide (pl. VI, phot. 2) est occupé par l'épaississement ectodermique nettement visible, de forme ovoïde, de près de 2 mm. de longueur et de 1,5 mm. à l'endroit le plus large; en avant, cet épaississement (bouclier ou plaque embryonnaire) est clairement désigné par le croissant antérieur, en arrière il est à peine étendu; son centre est occupé par le nœud primitif, représenté d'une manière typique (fig. 11, *p*) et dont le bout postérieur à déjà commencé à se transformer en ligne primitive, typique aussi, mais encore comparativement courte (fig. 11, *pr*).

Le nœud primitif est ici plus nettement visible que sur la préparation précédente et a une longueur de 0,25 mm.; il se trouve à une distance égale (1,35 mm.) du bord antérieur et du bord postérieur de l'aire pellucide; la longueur de la ligne primitive, qui se sépare immédiatement derrière le nœud primitif, est de 0,35 mm. et avec le nœud primitif elle mesure 0,6 mm. La différenciation axiale à peine perceptible de l'ectoderme en avant du nœud primitif doit être mise en connexion avec la séparation primitive du rudiment de corde dorsale (fig. 11, *ch*).

Cette préparation elle-même est si claire, si pure et si caractéristique dans le sens de la définition des processus primitifs de complication dans le blastoderme d'Oiseau, que j'ai résolu de la conserver, sans la diviser en coupes. D'autant plus que, d'après toutes les apparences, l'étude des coupes ne pouvait ajouter aux données que des détails cytologiques et des chiffres de mesurage.

Bien que les préparations que je viens de décrire soient peu nombreuses, leur choix est si bien réussi que, rapprochées de mes autres observations relatives au développement primitif des Oiseaux, elles donnent la possibilité de présenter un tableau complet des premières complications morphologiques dans le blastoderme de la Caille. A part les particularités monstrueuses dans le premier des blastodermes que nous avons décrits (fig. 1 et 2; pl. VI, phot. 1), nous pouvons pourtant en conclure que les premiers stades du développement dans l'œuf pondu de la Caille s'expriment, après la séparation de

l'ectoderme, par la formation de l'épaississement ectodermique. Des conditions accidentelles et transitoires (l'incubation interrompue) ont dirigé ici le développement normal sur une voie fausse, et la croissance inégale du blastoderme dans ses diverses parties a eu pour résultat la formation de plis (fig. 1 et 2; pl. VI, phot. 1).

La séparation des feuillets embryonnaires, étroitement unie à la formation de la cavité sous-germinale, a été visible après sept heures d'incubation. L'ectoderme, à peine séparé sur une étendue limitée, présente au centre comparativement l'épaisseur la plus considérable; l'épaississement ectodermique du milieu est donc préformé dès le commencement de sa séparation (fig. 3-5).

La première préparation monstrueuse, à part les complications accidentelles, pouvait présenter d'après le développement de l'épaississement ectodermique, dans notre série, le stade suivant. Après dix heures d'incubation ce développement a acquis un caractère tout à fait déterminé.

L'épaississement ectodermique, qui s'est développé d'une manière normale, a donné naissance, au centre, au nœud primitif; ce dernier a été le point de départ de la formation de la ligne primitive (fig. 6-9).

Cette dernière, représentant une sorte de prolongement du nœud primitif, s'est séparée, dans ce cas encore, avant le changement de forme de l'aire pellucide, qui a conservé ses contours ronds (fig. 6).

Enfin, après dix heures et demie d'incubation, ces mêmes changements s'exprimèrent d'une manière plus précise, déterminant l'ordre ultérieur des complications morphologiques : le nœud primitif, conservant encore son caractère primitif, s'est étendu en une ligne primitive considérable, dont le point d'accroissement se dirige vers l'extrémité postérieure étendue de l'aire pellucide, ayant déjà acquis sa forme caractéristique aux contours ovoïdes (fig. 10 et 11; pl. VI, phot. 2).

Ce tableau est l'expression entière du schéma des complications primitives dans le blastoderme des Oiseaux que j'ai élaboré pendant ces dernières années et qui peut être, à ce qu'il

paraît, appliqué non seulement à tous les Sauropsides, mais aussi aux Mammifères [1].

1. P. Mitrophanow, Beobachtungen über die erste Entwickelung der Vögel. *Anatomische Hefte, von Merkel und Bonnet*, Hf. XXXIX, 1899. — Ueber die erste Entwickelung der Krähe (*Corvus frugilegus*). *Zeitsch. für wiss. Zoologie*, LXIX, 1901. — Beiträge zur Entwickelung der Wasservögel. *Ibid.*, LXXI, 1902. — Note sur le développement primitif de l'Autruche. *Bibliographie anatomique*, 1897, n° 5. — Ueber den Gastrulationsvorgang bei den Amnioten. *Verhandlungen der XII Versammlung der Anatomische Gesellschaft in Kiel*, 1898. — Et aussi en russe : *Travaux du Laboratoire zootomique de l'Université de Varsovie*, livraisons XIX, XXII-XXVI, 1898-1902.

Explication de la planche VI.

Microphotographies des blastodermes de la Caille faites à l'aide de l'appareil de Zeiss au Laboratoire zootomique de l'Université de Varsovie.

Fig. 1. — Blastoderme entier de la figure 1 du texte.

Fig. 2. — Partie centrale du blastoderme de la figure 10 du texte.

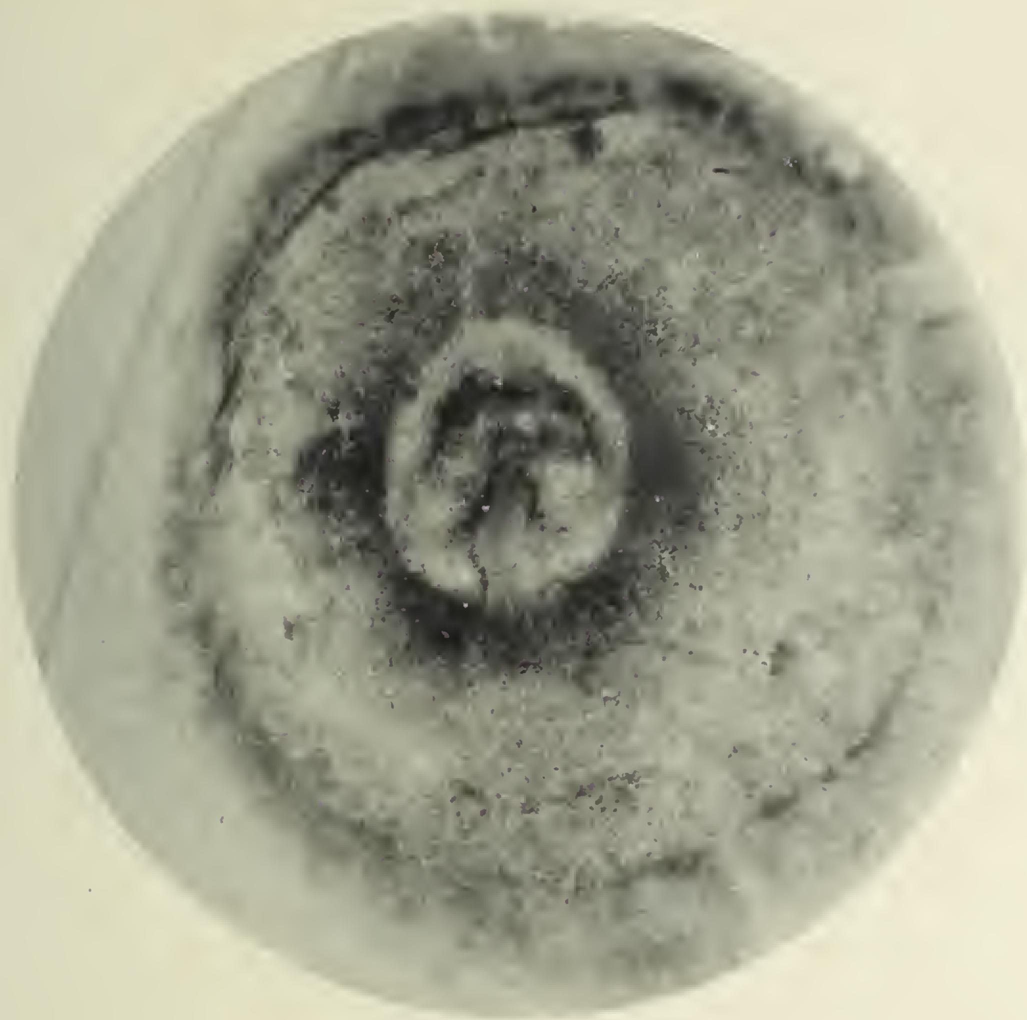


Fig. 1

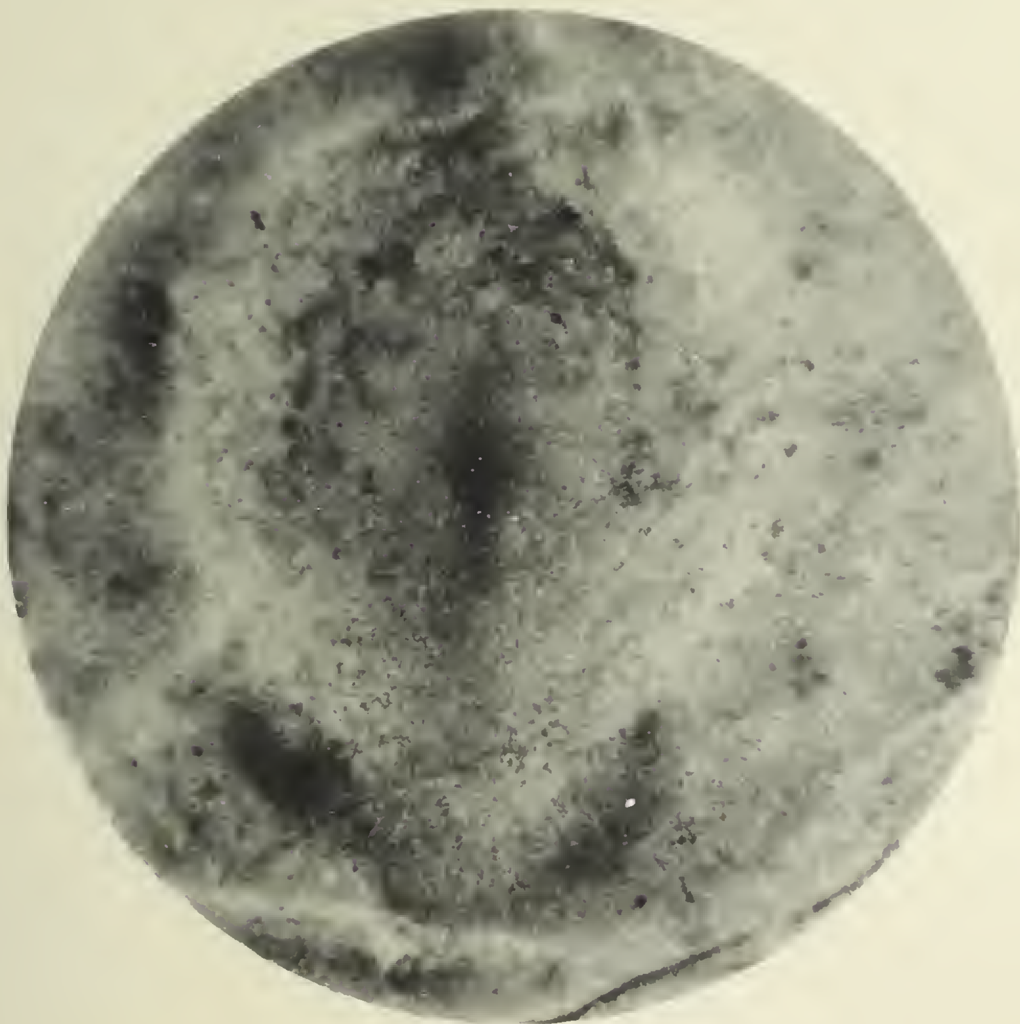


Fig. 2

Masson & Cie, Editeurs

Phototypie Berthaud, Paris

ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET HISTOGÉNIQUE

DE LA

GLANDE INTERSTITIELLE DE L'OVAIRE

Par M. LIMON
Préparateur d'histologie.

(*Travail du laboratoire d'histologie de la Faculté de médecine de Nancy.*)

PLANCHES VII ET VIII.

Avant d'aborder l'étude de l'appareil interstitiel de l'ovaire, nous devons fixer une fois pour toutes la signification que nous attribuerons à cette expression au cours de notre travail.

Dans la nomenclature anatomique, on comprend généralement sous le nom de « *tissu interstitiel* » le tissu conjonctif banal qui forme le stroma de la plupart des organes, et sert de substratum aux éléments différenciés qu'on désigne dans leur masse, par opposition, sous l'expression de « *parenchymes* ». Le parenchyme étant l'élément caractéristique de l'organe, diffère nécessairement d'un organe à l'autre. Le tissu interstitiel, au contraire, présente peu de variations dans sa structure; il est presque toujours constitué par les éléments du tissu conjonctif de soutien, cellules et fibres.

Dans l'ovaire, la distinction entre les deux tissus s'est établie dès les premiers instants. Les éléments parenchymateux, ce sont : l'épithélium recouvrant (*Deckepithel*), les follicules de de Graaf, auxquels on ajoute ensuite les corps jaunes et les cordons médullaires (*Markstränge*). Tout le reste de l'organe est appelé tissu interstitiel de l'ovaire.

Mais plus tard, on découvre au sein de ce tissu conjonctif interstitiel des éléments nouveaux, très différents de ceux qu'on

rencontre d'ordinaire dans le stroma des organes. Ce sont des cellules volumineuses, de forme plus ou moins régulièrement polyédrique, souvent bourrées d'enclaves graisseuses, en tout cas ne rappelant en rien les cellules conjonctives. De semblables cellules avaient été déjà observées dans le stroma conjonctif du testicule; et dans les deux organes on leur attribua le nom de « *cellules interstitielles* (*Zwischenzellen*) ».

Ce sont ces éléments interstitiels qui ont fait l'objet de nos recherches [1]. Notre travail, qui est le résumé de nos observations, est divisé en deux parties. Après un court exposé historique de la question, nous décrirons le tissu interstitiel tel que nous l'avons observé à l'état adulte chez certaines espèces de Mammifères; dans la seconde partie, nous exposerons nos recherches sur son développement.

Historique.

Les cellules interstitielles [2] de l'ovaire ont été peu étudiées. Sur le très grand nombre de travaux intéressant l'ovaire des Mammifères, il en est peu qui les mentionnent. Encore les renseignements donnés sont-ils très succincts et quelquefois peu précis, et répandus de façon incidente au milieu de chapitres intéressant telle ou telle question controversée de la structure de l'ovaire. On est loin des recherches suivies et méthodiques qui ont été publiées dans ces dernières années sur le tissu interstitiel du testicule.

Le premier auteur qui ait fait mention de ces éléments dans l'ovaire est **Pflüger** (1).

Il a remarqué chez de jeunes animaux (Chattes, Chiennes de trois à six semaines), que certaines cellules du stroma ovarique se chargent de granulations graisseuses et s'approchent de plus en plus de la surface de l'organe. A un certain moment, l'ovaire

1. Nous adressons, à ce propos, l'expression de notre reconnaissance à M. le professeur **Prenant**. et à M. le professeur agrégé **P. Bouin**, qui ne nous ont ménagé. dans le cours de ces recherches, ni leurs conseils, ni leurs encouragements.

2. L'expression de « cellules interstitielles », la plus communément admise actuellement. est due à **Leydig**. Cet auteur désignait par là les éléments du testicule homologues de ceux que nous étudions dans l'ovaire.

est rempli de ces éléments graisseux, ordonnés en cordons, ou disposés en amas irréguliers dans la région médullaire comme dans la zone corticale. Ces éléments ne sont autre chose que des cellules conjonctives ayant subi une différenciation graisseuse. Quant à leur signification fonctionnelle, **Pflüger** émet deux hypothèses : ou bien il s'agit d'un processus dégénératif ayant pour but de céder la place aux follicules qui se formeront; ou ce processus aurait pour conséquence la formation de substances nutritives qui transsuderaient ensuite dans l'œuf.

Schrœn (2) observe dans l'ovaire de Chatte des amas de cellules très différentes des éléments conjonctifs, qui remplissent la zone médullaire de l'organe et pénètrent jusque dans la zone des follicules. Ces cellules proviendraient de la désintégration des corps jaunes, et seconderaient dans la suite le développement des formations corticales.

His (3) décrit aussi dans l'épaisseur du stroma ovarique des cellules différenciées, qu'il dénomme, en raison de leurs caractères morphologiques, « *Kornzellen* ». Elles pourraient naître aux dépens des cellules étoilées du tissu conjonctif; mais une autre origine peut leur être encore assignée. Comme leur développement coïncide avec l'apparition des capillaires sanguins, il est possible qu'elles ne soient autre chose que des cellules migratrices émanées de ces vaisseaux. Quant à leur fonction, **His** pense qu'il faut exclure l'hypothèse d'éléments en voie de dégénérescence. En raison précisément de leurs rapports intimes avec un abondant réseau capillaire, leur nutrition est abondamment pourvue; les grains qu'ils présentent sont le résultat de leur activité. Ces éléments pourraient prendre part à la formation de la membrane granuleuse du follicule.

Waldeyer (4), reprenant l'étude des « *Kornzellen* » de **His**, les considère aussi comme des cellules migratrices (*Wanderzellen*), mais ne leur accorde aucune participation à la formation de la membrane granuleuse du follicule de de Graaf.

Born (5), étudiant l'ovaire d'embryon de Jument et de Pouliche, divise cet organe en deux zones distinctes : la première et la plus superficielle (*Keimplatte*) renferme les cordons de Pflüger et les follicules primordiaux, entourés de tissu conjonctif

embryonnaire. La seconde, occupant la masse centrale de l'ovaire (*Keimlager*) est constituée par un tissu de volumineuses cellules arrondies ou polygonales, remplies de grains jaunâtres. Ces éléments disparaissent à l'état adulte, et il n'en reste plus comme traces que de rares petits grains de pigment.

Tourneux (6) confirme les résultats de Born sur l'ovaire d'embryons de Jument. Il remarque le grand développement atteint par l'appareil interstitiel, et constate aussi sa régression chez l'animal adulte. Il assimile les cellules interstitielles de l'ovaire à celles que lui et d'autres ont observées dans le testicule. Leur origine est sans aucun doute conjonctive, et leur accroissement a lieu, non pas par division de cellules interstitielles préexistantes, mais par différenciation d'éléments conjonctifs du stroma des glandes génitales. Reprenant l'idée de Waldeyer et d'Ehrlich, et se basant sur quelques réactions de coloration (picrocarmin, violet, dahlia), il cherche à en faire un type de cellules commun à divers organes : cellules interstitielles du testicule et de l'ovaire, cellules à lutéine du corps jaune, cellules de la muqueuse utérine devant entrer dans la constitution de la caduque.

Mac Leod (7) décrit chez la Taupe, l'Hermine et chez *Vesperugo pipistrella* les éléments du tissu conjonctif du stroma ovarique. Ce dernier renferme deux sortes d'éléments : des cellules plates et de volumineux éléments polyédriques ou cuboïdes renfermant des granulations qui paraissent être constituées par de la graisse. Ces cellules, que Mac Leod identifie aux « *Kornzellen* » de His, ou aux « *Plasmazellen* » de Waldeyer, ont une faible affinité pour les colorants. Nées aux dépens du tissu conjonctif, elles augmentent en nombre à l'état adulte. Cet auteur n'émet d'ailleurs aucune hypothèse sur leur signification physiologique.

Ed. Van Beneden (8) remarque l'énorme développement du tissu interstitiel chez *Vespertilio murinus*. Les cellules sont disposées en amas ou en colonnettes nettement délimitées par le tissu fibreux du stroma. Ces cellules sont irrégulières, comme comprimées. Leur contenu est clair et granuleux, et n'est jamais constitué par de la graisse. Van Beneden range ces élé-

ments parmi les cellules conjonctives du stroma, et, de même que **Mac Leod**, ne s'explique en rien sur leur signification.

Schulin (9) mentionne chez des embryons de Chat des colonnes de cellules très riches en graisse, disposées dans le stroma ovarique. L'auteur identifie ces formations aux « *Kornzellen* » de **His** ou aux « *Plasmazellen* » de **Waldeyer**. Mais ces tractus de « *Plasmazellen* » seraient de nature épithéliale, au même titre que les cordons de Pflüger. Ces cordons épithéliaux privés d'œufs se chargeraient ensuite de graisse par dégénérescence.

Harz (10) porte ses recherches sur les éléments d'apparence épithéliale qu'il rencontre plus ou moins développés dans l'ovaire de différents Mammifères (Rat, Cobaye, Lièvre, Mulot, Chat, Brebis, Vache, Porc, Singe, Homme). Ces éléments ne sont pas issus de l'épithélium germinatif, mais dérivent au contraire de la paroi des glomérules du rein primitif, dont on trouve les restes au niveau du hile ou de la substance médullaire de l'ovaire. En raison de leur origine aux dépens des restes de l'organe segmentaire, **Harz** englobe toutes ces formations sous le nom de « *segmental System* ». Tandis que chez certains animaux (Cobaye, Lièvre, Cheval), le « *segmental System* » acquiert un énorme développement, chez d'autres au contraire (Brebis), il reste à l'état rudimentaire ; entre ces deux extrêmes, on trouve des intermédiaires (Chat, Vache). Pour ce qui est du rôle de ces formations, **Harz** ne donne pas d'explication positive ; elles ne participent pas à la formation des corps jaunes ni de la membrane granuleuse.

Chiarugi (11) étudiant des ovaires de Lièvre, assimile les cordons cellulaires de la zone médullaire aux cordons médullaires représentant la partie génitale du corps de Wolff.

Paladino (12) a observé dans le stroma ovarique deux sortes de formations : les tubes résiduels de l'organe segmentaire, et les tubes parenchymateux ovariques à trajet excentrique. Les premiers répondent aux canaux médullaires des auteurs. Les seconds, auxquels **Paladino** assigne la même origine, sont formés d'éléments polyédriques pavimenteux. Ils atteignent leur développement maximum chez les Rongeurs pendant le rut. Leur fonction n'est pas d'élaborer un matériel nutritif utile

à l'œuf en voie de développement; ils n'entreront point non plus dans la constitution de la membrane granuleuse. Pour Paladino, ils comblent les vides produits par la destruction de certains éléments de l'ovaire, et contribuent à la régénération du parenchyme ovarique.

Pour Janosik (13), les amas cellulaires plus ou moins constants qu'on rencontre dans certains ovaires (Lapin, Souris), doivent être considérés comme des cordons médullaires considérablement hypertrophiés. Toutefois, on pourrait peut-être y voir des formations analogues aux capsules surrénales, susceptibles de se développer aussi bien dans l'ovaire que dans le testicule.

J. Plato (14), poursuivant dans l'ovaire des observations parallèles à celles qu'il a faites dans le testicule, remarque dans le stroma conjonctif, chez le Chat et la Souris, des cellules chargées de granulations graisseuses (indépendamment des cellules de la couche interne de la thèque). Dans un ovaire de Chatte de quelques mois, Plato a vu les petits follicules de la zone sous-corticale entourés d'une rangée de cellules de la thèque chargées de graisse. Les cellules les plus proches de l'œuf sont plus pauvres en graisse que celles plus éloignées. Les premières, assimilées par Plato aux « *Kornzellen* », sont un peu plus aplaties et paraissent revenir à leur forme primitive de cellules conjonctives fusiformes. Plato pense que le contenu graisseux de ces éléments passe à l'état dissous dans les cellules de la granulosa, et de là dans l'œuf.

Coert (15) admet que les cellules interstitielles sont d'origine conjonctive. Il les identifie avec celles de la thèque, et les considère comme homologues des éléments interstitiels du testicule.

Regaud et Policard (16), examinant des ovaires de Chien, de Rat et de Cobaye, constatent que « les cellules conjonctives de l'ovaire (quelquefois appelées cellules interstitielles) possèdent une fonction sécrétoire très active ». Ces éléments renferment un produit de sécrétion disposé sous forme de gouttelettes plus ou moins volumineuses, colorables par la méthode de Weigert; leurs noyaux subissent des variations de chromaticité en relation avec l'abondance du produit de sécrétion.

V. Winiwarter (17), à propos de ses recherches sur les cor-

dons médullaires de l'ovaire du Lapin, dissipe, avec juste raison, les confusions qui se sont produites, dans les travaux d'un certain nombre d'histologistes, entre ces cordons médullaires et le tissu interstitiel de l'ovaire. C'est surtout à **Harz** (10) et à **Paladino** (12) que ce reproche peut être adressé.

Dans le rapide exposé historique que nous venons d'esquisser, nous avons réuni tous les documents se rapportant au tissu interstitiel que nous avons pu rencontrer. Nous n'avons retenu que ceux de ces travaux nous intéressant, laissant de côté les autres, et particulièrement ceux qui concernent les cordons médullaires. Comme le dit **Winiwarter**, et comme à notre tour nous espérons le démontrer au cours de ce travail, il n'y a aucun rapport génétique entre les cordons médullaires et le tissu interstitiel, au moins chez les animaux sur lesquels ont porté nos investigations.

Technique et matériel de recherche.

Les recherches exposées dans ce travail ont porté sur les espèces suivantes :

Rongeurs	Lapin (*Lepus cuniculus*).
	Rat blanc (*Mus decumanus*).
	Souris grise (*Mus musculus*).
	Cobaye (*Cavia Cobaya*).
Chéiroptères	Murin (*Vespertilio murinus*).
Insectivores	Taupe (*Talpa europæa*).
	Hérisson (*Erinaceus europæus*).

Les animaux examinés étaient adultes, et en pleine activité sexuelle, comme l'indiquait la présence dans l'ovaire de nombreux follicules, et des corps jaunes vrais.

Les ovaires, prélevés aussitôt après la mort, ont été placés dans différents réactifs fixateurs : liqueurs de Flemming, liqueur d'Hermann, alcool absolu, sublimé, formol-picro-acétique de P. Bouin, formol-sublimé, liqueur de Tellyesniczky (bichromate acétique). Ces différents réactifs donnent des résultats très concordants. Pour chaque objet, nous avons employé simultanément des réactifs osmiqués, et d'autres ne renfermant point d'acide osmique. Les objets fixés ont été ensuite inclus

dans la paraffine, débités en coupes d'épaisseur variable (de 3 à 12 μ). Ces coupes collées sur lame ont été colorées de diverses manières : hémalun, hématoxyline ferrique et éosine, safranine et vert lumière, triple coloration de Flemming. Les préparations ont été ensuite montées au baume de Canada. Le montage au baume a l'inconvénient de dissoudre avec une extrême rapidité les globules de graisse si abondants dans les cellules interstitielles ; aussi avons-nous eu soin de monter dans la glycérine un certain nombre de coupes fixées aux liquides de Flemming et d'Hermann sans coloration préalable, ou après coloration au picrocarmin ou à l'hématoxyline.

I. — Le tissu interstitiel chez l'adulte.

Rat.

L'ovaire de Ratte blanche adulte est relativement volumineux ; il mesure en moyenne de 6 à 7 millimètres de longueur, 3 à 4 millimètres de largeur et un peu moins d'épaisseur. Sa forme générale est celle d'un ovoïde un peu aplati ; mais sa surface est loin d'être régulière. Les follicules et les corps jaunes de la zone superficielle se détachent plus ou moins de l'organe, sous forme de petites saillies sessiles. Sur les coupes microscopiques, le parenchyme ne paraît pas homogène dans toutes ses parties. La zone superficielle est dense, grâce à sa richesse en formations de nature ou d'apparence épithéliales : follicules, corps jaunes ou cordons de cellules interstitielles. Le stroma n'y est représenté que par de minces travées de tissu conjonctif, disposées entre les formations que nous venons d'énumérer.

La région centrale est beaucoup moins compacte ; elle ne renferme ni follicules ni corps jaunes, et le tissu interstitiel n'est plus disposé en épaisses agglomérations comme dans la région superficielle. Le tissu conjonctif est plus abondant, moins serré, et se trouve parcouru par les gros vaisseaux venus du hile de l'organe. Ces deux zones, dont la distinction est artificielle, et propre seulement à faciliter la description, ne sont séparées par aucune démarcation nette.

Les formations interstitielles offrent dans leur topographie générale des aspects un peu différents suivant qu'on les étudie dans la région périphérique ou dans la région centrale de l'ovaire (fig. 13, pl. VIII).

Dans la région périphérique, les cellules sont agglomérées en amas compacts de configuration assez uniforme. Le plus souvent, ce sont des cordons pleins, minces et allongés, orientés perpendiculairement à la surface de l'ovaire. Leur épaisseur varie dans des limites assez grandes : tantôt ils ne présentent que trois à quatre cellules de front, tantôt une quinzaine et plus. Leurs limites sont toujours très nettes du côté de la surface de l'ovaire. Vers la zone centrale, l'organisation des cordons devient moins régulière; ils se dissocient et se continuent par des rangées de cellules distribuées sans ordre jusqu'aux rangées de cellules qui occupent le centre de l'ovaire.

On observe quelquefois au centre des cordons une cavité fusiforme et allongée suivant l'axe des cordons, réduite dans certains cas à une simple fissure longitudinale. La paroi de cette cavité est régulière et tapissée par une mince couche conjonctive renfermant quelques noyaux allongés; elle est reliée aux fines travées conjonctives qui constituent le stroma des cordons interstitiels. La signification de cette cavité sera élucidée ultérieurement dans la seconde partie de notre travail.

Les cordons interstitiels possèdent une charpente conjonctive très ténue, constituée par un réseau de fines trabécules conjonctives, émanées des grosses travées du stroma siégeant autour des cordons. Ces trabécules ont généralement une orientation radiaire, convergeant plus ou moins vers la cavité centrale.

Dans la région centrale de l'ovaire, l'appareil interstitiel ne possède pas une organisation aussi régulière. Il est représenté par des amas de cellules de forme variée, et orientés dans tous sens autour des gros vaisseaux du hile. Tantôt, ce sont de petits nids de cellules, tantôt des rangées à trajet capricieux. La désorganisation apparente de l'appareil interstitiel dans la région centrale de l'ovaire paraît due à l'absence à ce niveau des formations sexuelles; follicule et corps jaunes, qui donnent un semblant d'organisation à la zone périphérique. Dans cette dernière

en effet, les cordons interstitiels se trouvent comme laminés, entre les follicules, et s'orientent radiairement du centre à la périphérie de l'organe. Dans la zone centrale, l'absence des follicules permet au tissu interstitiel de se disposer sans ordre apparent.

Au premier examen, à l'aide d'un grossissement moyen, de préparations réalisées par les méthodes ordinaires, on est immédiatement frappé par l'apparence épithéliale des cellules interstitielles. Ce sont des éléments relativement volumineux, mesurant 12 à 15 μ d'épaisseur, de forme polyédrique assez régulière; par leurs faces, ils entrent en rapport avec les cellules voisines, ou avec les tractus vasculo-conjonctifs qui sillonnent les formations interstitielles. Toutes les cellules sont de type uniforme et présentent peu de différences de volume et d'aspect (fig. 7 et 8, pl. VII).

Un noyau sphérique ou ovalaire occupe la région centrale, ou un point très voisin du centre de la cellule. Le diamètre est de 4 à 6 μ; son volume est donc relativement grand par rapport à celui du corps cellulaire. Sa substance chromatique, passablement abondante, est disposée dans toute l'aire nucléaire sur un fin réticulum achromatique, et en un ou deux nucléoles plasmatiques.

Le cytoplasme, assez peu dense, est réparti dans toute l'aire de la cellule en un fin réticulum, dont les mailles très ténues limitent de petites vacuoles sphériques. Le cytoplasme se colore d'une manière peu intense, mais parfaitement homogène par les colorants acides. Les petites vacuoles demeurées incolores entre les mailles du réticulum sont remplies normalement par une substance grasse qu'il est facile de mettre en évidence par l'emploi de réactifs fixateurs à base d'acide osmique. Certaines précautions techniques sont toutefois nécessaires pour en permettre l'observation aisée. Cette substance grasse se dissout presque instantanément dans le baume de Canada, ou la résine de Damar, employés pour le montage des coupes, aussi est-il bon de monter quelques coupes dans la glycérine. Avec cette précaution, on peut observer que les cellules interstitielles sont littéralement bourrées d'une infinité de petites sphérules grais-

seuses, de volume à peu près uniforme, et très petit. Elles sont réparties également dans tout le champ de la cellule, jusqu'au voisinage immédiat du noyau. Nous n'avons jamais rencontré de grosses sphères graisseuses, comme on en trouve dans les cellules adipeuses du tissu conjonctif.

Ces enclaves sont les seuls corps figurés du cytoplasme des cellules interstitielles. N'ayant pas employé la méthode technique d'**Altmann**, nous ne saurions dire si elles prennent naissance par l'intermédiaire des *Granula* décrits par cet auteur.

La vascularisation des formations interstitielles est bien développée chez le Rat, sans toutefois atteindre une extension aussi grande que dans les corps jaunes. Des gros troncs vasculaires qui occupent le hile de l'ovaire partent des ramifications qui s'irradient dans le stroma autour des follicules et des cordons interstitiels. Ces vaisseaux envoient des branches qui vont s'épuiser dans l'épaisseur des cordons en un riche réseau capillaire qui accompagne les fines travées conjonctives formant la charpente des cordons. Il y a toujours interposition d'une épaisseur de quatre à cinq cellules entre deux capillaires voisins. Ces derniers ne présentent aucun caractère spécial. Ils sont bien calibrés et pourvus d'un endothélium dans leur trajet dans les formations interstitielles.

Cobaye.

La disposition du tissu interstitiel chez le Cobaye diffère peu, dans ses grandes lignes, de celle que nous venons de décrire chez le Rat. On rencontre encore dans la zone corticale de l'ovaire des cordons de cellules très denses, et très épais, orientés sensiblement suivant une direction perpendiculaire à la surface de l'ovaire. Dans la zone centrale qui est plus compacte que chez le Rat, le tissu interstitiel est disposé en amas volumineux, dont la configuration générale rappelle plus ou moins celle d'une sphère. Ces formations sont pourvues de vaisseaux.

Les cellules interstitielles sont très comparables à celles du Rat, sous tous les rapports. Ce sont des éléments polygonaux, mesurant de 12 à 15 μ de diamètre, avec un noyau de 4 à 5 μ. Le cytoplasme, dont la structure est alvéolaire, est parsemé

d'une infinité de petites sphérules graisseuses, réparties dans tout le champ cytoplasmique jusqu'aux abords du noyau.

Souris.

L'ovaire de la Souris est peu différent quant à sa texture de celui des deux espèces que nous venons d'étudier. Aussi n'insisterons-nous pas beaucoup. Le tissu interstitiel, un peu moins abondant que chez le Rat, affecte la même disposition en cordons dans la zone périphérique, en chaînes de cellules dans la zone centrale. Les cellules sont un peu plus volumineuses que chez le Rat; elles mesurent 18 à 20 μ de diamètre. Mais leur constitution cytologique est identique.

Lapin.

L'ovaire du Lapin est très favorable pour l'étude du tissu interstitiel; ce dernier, en effet, y est très abondant, régulièrement distribué, et remarquable par la grande dimension de ses éléments.

Sur la figure 1 (pl. VII), qui représente une section transversale d'un ovaire fixé par le liquide de Flemming, on remarque des champs noirs, de contour circulaire ou cunéiforme, qui occupent presque toute la surface de la coupe : ces champs ne sont autre chose que les nodules du tissu interstitiel. Leur direction générale paraît être radiaire; ils sont pour la plupart orientés suivant des rayons partant sensiblement du centre de l'organe. De minces bandes de tissu conjonctif séparent chacun de ces amas de tissu interstitiel (fig. 1, pl. VII).

L'étude des coupes microscopiques ne fait qu'affirmer cette organisation déjà apparente macroscopiquement. Le tissu conjonctif, très peu abondant, délimite les nodules de tissu interstitiel, et envoie dans leur intérieur de petits tractus très minces, dans lesquels rampent des capillaires. Les nodules sont beaucoup plus épais, et moins allongés que chez le Rat. Dans leur ensemble, ils atteignent un développement beaucoup plus considérable que chez ce Rongeur, au point de former la masse principale de l'ovaire.

Cette disposition nodulaire du tissu interstitiel est typique dans l'ovaire de la Lapine adulte. Elle est la marque d'une organisation très nette du tissu interstitiel. Il est en effet impossible de rencontrer les cellules interstitielles à l'état d'isolement dans la trame conjonctive de l'ovaire. Elles sont toujours rassemblées en amas nettement individualisés par rapport au tissu conjonctif de soutien de l'ovaire.

Les cellules interstitielles sont des éléments volumineux de contour sensiblement polyédrique. Sur les coupes, elles présentent quatre à cinq faces par lesquelles elles entrent en rapport avec les cellules voisines ou avec les vaisseaux. Le contour des cellules n'est pas régulièrement polygonal; elles subissent le plus souvent un aplatissement dans un sens déterminé, de telle sorte que le grand axe de la cellule devient perpendiculaire aux tractus vasculo-conjonctifs qui sillonnent les formations interstitielles. Les cellules semblent ainsi se grouper autour d'un centre occupé par un capillaire. Cette orientation des cellules autour des vaisseaux n'est pas sans importance; nous aurons l'occasion de revenir ultérieurement sur ce point (fig. 3 et 4, pl. VII,).

Ces éléments sont remarquables par leur grande dimension; en pratiquant des mensurations sur nos coupes, nous avons trouvé une longueur de 30 μ comme diamètre moyen, avec des variations de 25 à 35 μ. (Les cellules à lutéine du corps jaune sont un peu plus volumineuses chez le Lapin; elles mesurent de 35 à 40 μ de diamètre.) Leur noyau est relativement petit; il ne mesure que 6 à 8 μ. Le plus souvent sphérique, il est parfois allongé suivant l'axe de la cellule. Il est médiocrement riche en chromatine et possède un ou deux petits nucléoles plasmatiques. Nous n'avons pas observé, dans les cellules interstitielles des ovaires adultes, de divisions mitotiques ni amitotiques.

La situation du noyau dans la cellule n'est pas rigoureusement centrale, mais voisine du centre. Le corps cellulaire présente généralement au centre une condensation du protoplasme au milieu de laquelle on observe un ou deux centrosomes. Ces derniers apparaissent sur les coupes comme de petits points très fins, bien visibles dans les préparations colorées par l'héma-

toxyline ferrique d'Heidenhain. Ces centrosomes ont été observés déjà par **Child** (48) dans les cellules interstitielles du Lapin. **Van der Stricht** (26) mentionne et figure une disposition exactement semblable dans les cellules du corps jaune de Femme.

L'architecture du cytoplasme est à peu près la même chez le Lapin que chez le Rat. Le cytoplasme possède une disposition alvéolaire particulièrement nette et régulière, et les cavités réservées dans cette charpente protoplasmique sont occupées par de nombreuses gouttelettes d'une substance grasse qui réduit en noir le tétraoxyde d'osmium. Les sphérules graisseuses ont un diamètre à peu près identique, et sont réparties uniformément dans l'aire cellulaire. La substance grasse qui constitue ces enclaves se dissout dans le xylol, avec une rapidité remarquable, à l'encontre de certaines enclaves graisseuses, et particulièrement celles des cellules à lutéine du corps jaune, qui résistent beaucoup plus longtemps à l'action des réactifs dissolvants des graisses.

Nous avons mentionné déjà l'importance de la vascularisation dans les formations interstitielles chez le Lapin. Pour mieux mettre en évidence cette vascularisation, nous avons pratiqué des injections intravasculaires de bleu de Prusse soluble, suivant la technique indiquée par **Ranvier**. Sur les coupes ainsi obtenues, les nodules du tissu interstitiel apparaissent sillonnés par un abondant réseau capillaire, de telle sorte que chacune des cellules interstitielles entre en contact avec l'appareil vasculaire par une ou plusieurs de ses faces. Ces rapports des cellules avec les vaisseaux sont importants à noter, car ils peuvent donner des indications précieuses sur la signification du tissu interstitiel, comme nous le verrons plus loin. Ces capillaires possèdent, d'ailleurs, leurs caractères morphologiques habituels. Leur calibre est à peu près régulier, leur paroi est constituée par une couche de cellules endothéliales, dont on aperçoit les noyaux sur les coupes ordinaires. Les injections intravasculaires de nitrate d'argent décèlent les limites des cellules de cet endothélium (fig. 5 et 6, pl. VIII)[1].

1. Par ces différents caractères, les capillaires du tissu interstitiel se distinguent nettement de ceux des corps jaunes, dont le calibre est très irrégulier,

Murin (*Vespertilio murinus*).

Les ovaires de Murin que nous avons examinés ont été prélevés sur des animaux capturés aux mois de mai et de juin. La plupart de ces animaux étaient dans la période gravidique, et leur utérus renfermait des embryons mesurant de 3 à 5 centimètres. Quelques femelles allaitaient, et leur utérus n'avait pas encore subi la régression qui suit la parturition.

Les ovaires de Murin sont globuleux, et mesurent de 2 à 3 millimètres de diamètre. Sur les coupes, ils se montrent extraordinairement riches en cellules interstitielles (fig. 2, pl. VII). Toute la surface de la coupe en est remplie, depuis la partie sous-jacente à l'épithélium germinatif jusqu'à la région du hile de l'organe. Le tissu conjonctif fibreux est réduit à sa plus simple expression, et n'existe que sous forme d'une mince couche située sous l'épithélium germinatif qui envoie un réseau de petits tractus très ténus dans l'épaisseur du parenchyme interstitiel. Des capillaires accompagnent ces formations conjonctives, et pénètrent avec elles au sein du tissu interstitiel.

On observe aussi, dans l'ovaire du Murin, les sections des canaux segmentaires, considérés par la majorité des auteurs comme les résidus des canaux du corps de Wolff. Les vestiges embryonnaires atteignent chez le Murin un développement insolite. On les trouve surtout au niveau du hile de l'organe; mais ils existent aussi dans la zone périphérique de l'ovaire. Ils se présentent comme des canaux ou des cordons pleins, dont les éléments n'ont aucune ressemblance, et ne sauraient être confondus avec les éléments du tissu interstitiel.

Ces derniers répondent au type que nous avons décrit chez les animaux étudiés antérieurement. Ils mesurent de 18 à 25 μ de diamètre, et possèdent un noyau de 8 à 9 μ. Leur forme générale est sensiblement polyédrique, à quatre ou cinq faces sur les coupes. Par une face au moins, la cellule est en rapport avec

et notablement plus grand que celui des premiers. Ces capillaires du corps jaune sont à rapprocher de ceux de certaines glandes (foie, capsules surrénales, glandules parathyroïdiennes, etc.), décrits sous le nom de « *sinusoïdes* » par **Sedgwick-Minot** (36). Cet auteur leur reconnaît des propriétés physiologiques spéciales en ce qui concerne les échanges entre le sang et les tissus.

un tractus conjonctivo-vasculaire. Le cytoplasme possède une structure alvéolaire et renferme une grande quantité de granulations graisseuses. Bien que van Beneden (8) déclare n'avoir pas observé d'enclaves dans ces cellules, il est cependant très facile de les mettre en évidence en employant des réactifs contenant de l'acide osmique (fig. 9, pl. VII).

Hérisson (*Erinaceus europæus*).

Chez le Hérisson, la portion sexuelle de l'ovaire est bien développée. Dans tous les points, on rencontre des follicules aux divers stades de leur développement : follicules jeunes, adultes, en régression, et quelques corps jaunes. Ces formations sont séparées par des tractus conjonctifs assez épais, au milieu desquels se trouvent quelques cellules interstitielles disposées en chaînes plus ou moins longues, ou en colonnes très minces, à deux ou trois cellules de front. Aux points d'intersection des tractus, les cellules interstitielles s'amassent en nids de forme variable.

Les cellules répondent au type habituel, et n'offrent aucun caractère particulier, leurs dimensions sont à peu près les mêmes que chez le Murin.

Taupe (*Talpa europæa*).

L'ovaire de la Taupe est presque complètement constitué par du tissu interstitiel. Il se rapproche beaucoup comme type de structure de celui du Murin (fig. 2.) Le tissu conjonctif du stroma est peu abondant, et pénètre accompagné de petits vaisseaux dans les interstices laissés entre les nodules de cellules interstitielles. Celles-ci sont assez petites, et pourvues d'un noyau relativement gros, autour duquel sont disposées les enclaves graisseuses qui sont très comparables à celles qu'on rencontre chez les animaux que nous venons d'étudier.

Nature du tissu interstitiel.

Dans les chapitres précédents, on a pu voir quelle importance quantitative peut acquérir le tissu interstitiel; chez le Lapin et le Murin, par exemple, il constitue presque exclusivement la totalité du parenchyme ovarique. Il importe de rechercher quels sont la nature et le rôle de ce tissu.

La cellule interstitielle présente une grande fixité dans sa structure chez les diverses espèces étudiées. C'est un élément de forme irrégulière plus ou moins polyédrique dont les dimensions varient entre 15 et 35 μ. Son cytoplasme se dispose en une fine charpente alvéolaire, qui renferme dans les alvéoles ainsi formés un très grand nombre de petites enclaves sphériques, de diamètre à peu près égal, et noircies par l'acide osmique. Un noyau relativement volumineux, sphérique ou ovalaire, occupe le centre de la cellule ou un point voisin du centre. Quelquefois, dans une masse protoplasmique centrale un peu plus condensée, se remarquent un ou deux centrosomes très petits (Lapin) (fig. 3, 4, 7, 8, 9, pl. VII).

Sur la nature des enclaves, la technique histologique donne peu de renseignements : elles réduisent l'acide osmique en osmium noir, ce qui indiquerait la présence d'une graisse oléique [**Altmann** (38), **Starke** (39)]. Cependant cette matière grasse se différencie de certaines autres graisses par sa solubilité presque instantanée dans le xylol; elle disparaît sans laisser aucune trace sur les coupes.

Tous ces caractères, régularité dans la forme, architecture alvéolaire du cytoplasme, présence d'enclaves nombreuses, donnent aux éléments interstitiels une apparence épithéliale manifeste. Ils offrent la plus grande analogie avec les cellules de certaines glandes, et en particulier des glandes à sécrétion interne, comme le foie, l'hypophyse, et la capsule surrénale. Déjà **Tourneux** (6) et **Janosik** (13) ont insisté sur cette ressemblance avec les cellules de la capsule surrénale. On peut aussi les rapprocher des cellules à lutéine du corps jaune, et, comme

l'ont fait Tourneux (6) et Plato (14), des cellules interstitielles du testicule.

En raison de ces analogies entre les cellules interstitielles, entre les cellules interstitielles et les éléments des glandes, on n'a pas hésité à attribuer, dans le testicule, une nature glandulaire à ces premières cellules [Plato (14), Mathieu (44), Friedmann (45), Regaud et Sénat (45)].

Mais, pour la plupart de ces auteurs, les produits de l'activité sécrétoire des cellules transsudent à l'état dissous jusqu'à l'intérieur des tubes séminifères, et sont utilisés par les cellules séminales pour leur croissance. L'appareil interstitiel du testicule constituerait donc une glande nourricière annexée à l'appareil sexuel.

Transposant à l'ovaire cette hypothèse qu'il a développée pour le testicule, Plato (14) pense que les cellules interstitielles de l'ovaire sécrètent une substance de nature graisseuse, qui, après s'être déposée dans la cellule, sous la forme de petits globules, se dissout ensuite et transsude jusqu'à l'œuf, pour être utilisée par lui dans l'élaboration de son matériel vitellin.

La théorie de Plato (14) n'est pas admise sans conteste pour ce qui concerne le testicule. Des recherches plus récentes ont démontré en effet l'indépendance des formations interstitielles et des formations sexuelles. La disparition des secondes n'entraîne pas la dégénérescence des premières [Mathieu (44), Branca et Félizet (47)]. De même, dans l'ovaire, l'observation des coupes ne permet pas d'arriver aux conclusions de Plato. La distribution topographique du tissu interstitiel ne paraît nullement subordonnée à la présence des follicules. Dans certains ovaires, comme ceux du Lapin ou du Murin, le tissu interstitiel existe en telle abondance par rapport au petit nombre des follicules, qu'il est bien difficile d'admettre la moindre corrélation entre les deux ordres de formations. L'étude même du développement de l'appareil interstitiel montre que la différenciation de cet appareil ne se fait qu'aux dépens des éléments folliculaires. Tout follicule dont la thèque conjonctive se transforme en tissu interstitiel est voué à une disparition certaine.

Mais si les produits élaborés par l'appareil interstitiel ne sont

pas utilisés directement par la glande sexuelle, quelle sera leur destinée? Nous avons insisté à différentes reprises sur l'extrême vascularisation de cet appareil. Chacune de ses cellules se trouve en contact immédiat avec un ou plusieurs capillaires suivant un mode qui facilite les échanges entre le sang circulant et le cytoplasme des éléments. Nous avons montré l'influence évidente exercée par les vaisseaux sur l'orientation des cellules. Celles-ci s'ordonnent autour des capillaires comme des cellules glandulaires autour de la lumière de l'acinus. Ces dispositions spéciales paraissent faire du système vasculaire la voie excrétrice des produits sécrétés par la cellule, et permettent d'attribuer au tissu interstitiel la valeur d'une glande à sécrétion interne. Pour affirmer cette fonction, nous proposerons de l'appeler, avec **M. Bouin** (42) « *Glande interstitielle de l'ovaire* »[1]. Cette expression a aussi l'avantage d'énoncer la disposition topographique spéciale de l'appareil interstitiel, qui, comme nous l'avons vu, est systématisé en cordons ou en nodules, et non pas répandu diffusément, comme semblerait l'indiquer l'appellation de tissu.

Le rôle physiologique de cette glande est encore inconnu. Son produit de sécrétion est-il utilisé pour la fonction sexuelle, ou bien a-t-il une action plus générale sur l'organisme, et indépendante de l'ovulation? C'est ce que la physiologie seule peut nous dire. Quelques travaux physiologiques de ces dernières années concernent la sécrétion interne de l'ovaire dans sa totalité. La thérapeutique s'est également préoccupée de l'opothérapie ovarienne. Mais ces recherches ont porté sur la sécrétion globale de l'ovaire, et le départ est encore à faire entre l'action de chacune des formations de cet organe si complexe : follicules, corps jaunes, et glande interstitielle.

1. Cette expression a été employée pour la première fois, croyons-nous, par **M. Bouin** (42). Étudiant l'histogenèse de l'ovaire de *Rana temporaria*, il identifie le *corps adipeux* de certains Batraciens, organe à fonction glandulaire, avec les cellules interstitielles des Mammifères. « Mais, tandis que, chez ceux-ci, la glande interstitielle et la glande génitale sont intimement unies, mélangées, chez *Rana temporaria* il y aurait dissociation des deux glandes. »

Septembre 1902.

II. — Développement de la glande interstitielle.

(Voir planche VIII.)

Avant de commencer l'exposé de nos recherches sur le développement de la glande interstitielle, il convient de résumer brièvement les opinions émises par les histologistes à ce sujet. On peut les ranger en trois groupes distincts :

1° Pour les uns, et ce sont les plus nombreux, les cellules interstitielles naissent par simple différenciation sur place des éléments fixes du tissu conjonctif [**Pflüger** (1), **Schrœn** (2), **His** (3), **Tourneux** (6), **Mac Leod** (7), **V. Beneden** (8), **Plato** (14), **Regaud** et **Policard** (16)] ;

2° Un second groupe d'auteurs les fait dériver de l'épithélium des canaux médullaires, résidus de l'organe segmentaire de Wolff. Cet épithélium émettrait des bourgeons cellulaires pleins qui se répandraient dans le stroma ovarique, et constitueraient ainsi les cordons de cellules interstitielles [**Harz** (10), **Chiarugi** (11), **Paladino** (12), **Janosik** (13)] ;

3° Enfin **Schulin** (9) a émis l'hypothèse que ces cordons sont une prolifération de l'épithélium germinatif au même titre que les cordons de Pflüger; ce seraient des cordons de Pflüger privés d'ovules.

Comme on voit, ces trois origines proposées sont très divergentes, et irréductibles l'une à l'autre. Nombre des auteurs cités ont émis ces hypothèses un peu au hasard, sans même chercher à les contrôler par une étude histogénique suivie de l'ovaire. **Harz** (10), par exemple, qui affirme sans restriction l'origine du tissu interstitiel aux dépens des canaux segmentaires, et lui attribue même le nom de *Segmentalsytem*, s'est contenté d'examiner des ovaires d'animaux adultes, et tire de cet examen les conclusions histogéniques que nous venons de mentionner.

Nous avons entrepris l'étude du développement de la glande interstitielle chez le Rat et chez le Lapin dès le commencement de son apparition. Nous sommes parti du moment où l'ovaire n'en renferme point trace, pour arriver jusqu'à l'état adulte. Pour cela, il n'est pas nécessaire de remonter bien haut, car elle ne

commence à apparaître qu'à une époque assez tardive du développement de l'animal. Chez le Rat, sa formation débute aux environs de la naissance, continue jusqu'à l'état adulte, et dure même, mais très ralentie, pendant la période d'activité sexuelle. Chez le Lapin, les cellules interstitielles se développent à partir du quatrième mois après la naissance.

Pour mener à bonne fin ces recherches, nous nous sommes efforcé de constituer une série aussi complète que possible, d'ovaires de jeunes Rattes et de jeunes Lapines. Des ovaires étaient recueillis de dix en dix jours en moyenne pour le Rat, et de mois en mois pour le Lapin. Ces délais, qui semblent longs au premier abord, n'ont cependant rien d'exagéré, comme nous le verrons dans la suite; car le processus qui préside à la différenciation des cellules interstitielles se renouvelle incessamment pendant la période de formation de la glande interstitielle. Il est donc facile de l'observer à un moment quelconque de cette période. Nos séries nous ont permis, en outre, de suivre les progrès topographiques de cette différenciation, d'assister en quelque sorte à l'organogenèse de cette glande [1].

A. *Développement du tissu interstitiel chez le Rat* (pl. VIII, fig. 11, 12, 13, 14, 15, et pl. VII, fig. 10). — Nous avons dit plus haut que l'ovaire de Ratte ne présentait point de formations interstitielles pendant la vie intra-utérine de l'animal. Il est constitué par un faible stroma de tissu conjonctif fibreux séparant une grande quantité de follicules de de Graaf plus ou moins avancés dans leur développement. Beaucoup d'entre eux sont d'un volume assez grand; ils possèdent une thèque conjonctive mince, une granulosa bien développée et un ovule.

Quelques jours après la naissance, une modification se produit dans les follicules les plus gros (fig. 11). Les cellules de la

1. En ce qui concerne le développement du tissu interstitiel chez le Rat, une grande partie de notre matériel de recherches nous a été donnée par M. le Professeur-agrégé **P. Bouin**. Ses préparations sont la base de son travail : *L'Atrésie des follicules de de Graaf et la formation du faux corps jaune*. (*Bibl. Anat.*, 1899.) Notre description ne diffère de la sienne que dans l'évolution du faux corps jaune. M. **P. Bouin** admet que les faux corps jaunes disparaissent à l'âge adulte; tandis que nous y voyons l'origine du tissu interstitiel.

partie la plus interne de la thèque perdent leurs caractères d'éléments conjonctifs vulgaires. D'irrégulières ou fusiformes qu'elles étaient, elles deviennent plus ramassées, arrondies, et augmentent simultanément de volume (fig. 10 et 14). Le noyau devient sphérique ou ovalaire. Dans le cytoplasme apparaissent quelques gouttelettes graisseuses très fines, d'abord autour du noyau, puis dans toute l'aire de la cellule. Cette transformation des cellules conjonctives de la théca ne se produit pas tout autour du follicule; elle débute par un point quelconque, puis progresse de plus en plus jusqu'à former un anneau complet de cellules qui sont noircies par l'acide osmique. La figure 11, qui représente un ovaire de Ratte blanche âgée de 11 jours, montre les diverses étapes de ce processus. Quelques follicules sont entourés d'un anneau noir complet de cellules graisseuses; d'autres ne présentent qu'un mince croissant enserrant un segment plus ou moins grand du follicule.

Puis le processus se poursuit activement. De nouvelles cellules conjonctives se transforment, et l'anneau noir primitivement mince s'épaissit de plus en plus (fig. 12). A un moment donné, la thèque interne n'existe plus, et se trouve remplacée par un tissu de cellules volumineuses, de contour polygonal; ces éléments sont pourvus d'un gros noyau arrondi, d'un cytoplasme alvéolaire bourré de granulations graisseuses. Des vaisseaux venus des travées du stroma pénètrent dans ce tissu, dans une direction radiaire.

Les autres éléments du follicule commencent à manifester des symptômes non équivoques de dégénérescence. La *granulosa* entre en régression (fig. 14 et 15). La membrane des cellules disparaît, le protoplasme se désagrège en petits grains qui ne tardent pas à disparaître. Du côté du noyau, apparaissent les phénomènes dégénératifs bien connus depuis les travaux des histologistes qui se sont occupés de l'atrésie folliculaires : **Flemming** (18), **Schottlænder** (19), **Janosik** (20), **Henneguy** (21), **Rabl** (22); *chromatolyse*, *pycnose*, *karyorrhexis*. C'est ce dernier processus qui paraît être le plus fréquent.

Après la disparition de la *granulosa*, l'ovule ne résiste pas longtemps à la régression. Il change d'aspect; son protoplasma

devient plus dense, plus foncé, puis subit une évolution ultérieure assez variable. Dans certains cas, il tombe, en déliquium, se désagrège et disparaît de la cavité du follicule ; le noyau qui s'est condensé en une masse homogène subit le même sort. Mais plus souvent l'agonie de l'œuf se prolonge ; il subit un commencement de segmentation qui est le résultat de mitoses typiques ou atypiques (fig. 14). On constate dans certaines cavités folliculaires jusqu'à huit à dix sphères de segmentation, de volume très inégal, dont quelques-unes renferment des grains chromatiques ou même des noyaux bien conformés. Il s'agit là du processus décrit par **Schulin** (9), **Janosik** (20), **Henneguy** (21) et **P. Bouin** (25), qui a reçu le nom de « *dégénérescence par fragmentation* ».

La période dégénérative se prolonge beaucoup plus longtemps dans l'ovule que dans la *granulosa*. Il n'est point rare d'observer des follicules dont la thèque est épaissie et graisseuse, qui ne présentent plus que des vestiges très restreints de la couche granuleuse, alors que les sphères de segmentation, résidus de l'ovule, persistent encore au centre de la cavité folliculaire. Enfin ces sphères disparaissent à leur tour. Après s'être désagrégées en petits grains qui se répandent dans l'aire folliculaire, elles sont résorbées et ne laissent aucune trace. Quelques auteurs : **Lindgreen** (23), **Janosik** (20), **Henneguy** (21), font intervenir dans cette résorption l'action phagocytaire de certains éléments tels que leucocytes ou cellules de la granulosa. Comme **Rabl** (22), nous n'avons jamais eu l'occasion de vérifier le fait dans aucun des nombreux follicules atrétiques que nous avons examinés ; le fait nous paraît problématique, car dans la majorité des cas, la disparition des éléments de la granulosa a lieu simultanément.

La membrane de Slavjanski n'est pas atteinte par les processus dégénératifs qui se passent dans les éléments du follicule ; elle persiste encore pendant un temps plus ou moins long, formant une bordure nette à la cavité folliculaire complètement vidée.

A ce moment, le follicule de de Graaf n'existe plus et la formation qui en occupe la place a été désignée sous les noms de

corps jaune atrétique [**Kœlliker** (24), **Van der Stricht** (26)], ou de *faux corps jaune* [**P. Bouin** (25)] (fig. 15).

Les corps jaunes atrétiques n'ont pas la même destinée que les corps jaunes vrais : ceux-ci sont éphémères, ceux-là sont définitifs et ce sont eux qui constitueront le tissu interstitiel de l'adulte. Dès qu'ils ont acquis leur maximum de développement ils subissent des modifications d'ordre purement topographique qui amènent un remaniement profond dans la texture de l'ovaire. Ils perdent d'abord leur configuration arrondie et s'aplatissent dans un sens perpendiculaire aux rayons de l'ovaire. Ils sont pour ainsi dire laminés entre les follicules qui se développent dans la zone corticale. Dans la zone centrale, où les follicules sont rares, les faux corps jaunes ne prennent point cette disposition allongée. Ils sont désagrégés par le tissu conjonctif du stroma, et disséminés en colonnes cellulaires de peu d'épaisseur qui n'ont pas l'apparente régularité des cordons de la zone corticale (fig. 3).

La cavité qui occupe le centre des corps jaunes atrétiques persiste souvent jusqu'à l'état adulte dans les cordons corticaux; elle se trouve réduite par suite de la pression latérale qu'ils subissent à une fente longitudinale mince et allongée, demeurée vide. Dans les cordons centraux, cette cavité disparaît totalement.

Dans les premier jours qui suivent la naissance, sur les nombreux follicules qui garnissent l'ovaire, il en est peu qui échappent à l'atrésie; presque tous se transforment en faux corps jaunes. Cette période est la plus favorable pour étudier les stades initiaux de leur formation. A partir du trentième jour environ de la vie extra-utérine, la dégénérescence des follicules devient moins fréquente. A ce moment, la plupart des follicules ont disparu, et la différenciation de nouveaux follicules est très ralentie aux approches de la puberté, comme d'ailleurs pendant toute la durée de l'activité sexuelle. Les phénomènes atrétiques deviennent très rares, quoiqu'il soit possible d'en observer des exemples.

B. *Développement du tissu interstitiel chez le Lapin* (fig. 16, 17, 18). — Chez le Lapin, l'apparition du tissu interstitiel est

moins précoce que chez le Rat. Dans les premiers moments de la vie extra-utérine, l'ovaire est encore occupé par les cordons de Pflüger. Les follicules commencent à se différencier dans la zone centrale dans le cours des deuxième et troisième mois. On rencontre alors des follicules possédant toutes leurs parties constituantes : vésicule germinative, granulosa et thèque. Comme chez le Rat, la glande interstitielle se forme aux dépens de *faux corps jaunes.* Le processus génétique est assez comparable dans les traits essentiels chez les deux espèces de Rongeurs; il n'offre que des divergences de peu d'importance.

L'ovaire de Lapine jeune (au cinquième mois par exemple), possède un stroma fibreux assez abondant, au milieu duquel sont disséminés les follicules de de Graaf, au centre comme à la périphérie, sans siège d'élection marqué. Quelques-uns d'entre eux sont arrivés à un haut degré dans leur évolution; ils ont une thèque conjonctive différenciée en deux couches, une membrane de Slavjansky, une granulosa renfermant une quantité plus ou moins grande de *liquor folliculi*, un œuf volumineux entouré de sa membrane vitelline bien constituée. Mais le plus grand nombre ne possèdent pas encore de *liquor folliculi.* On remarque aussi quelques formations spéciales, qui ne sont autre chose que de faux corps jaunes, abondants surtout dans la zone centrale, un peu plus rares dans la zone corticale.

A un examen plus approfondi, il est aisé de s'apercevoir que la plupart des follicules ne sont pas normaux : ils présentent des symptômes plus ou moins accusés de dégénérescence. Le processus commence à se manifester tout d'abord dans la thèque. Cette couche conjonctive s'épaissit, non par augmentation des éléments du tissu conjonctif, mais par différenciation des cellules qui en forment la couche la plus interne. Les cellules conjonctives de cette zone, qui normalement ont un aspect allongé, fusiforme, avec un noyau étiré dans le sens de la longueur, perdent ces caractères. Le noyau s'arrondit et devient sphérique ou ovalaire; le protoplasme se ramasse autour du noyau; en même temps la cellule augmente de volume et change d'aspect. Le noyau de la cellule d'apparence conjonctive avait une teinte foncée par les colorants basiques; il devient beaucoup plus

clair. La chromatine, qui était disséminée régulièrement dans toute l'aire nucléaire, se condense en boules plus volumineuses; un nucléole apparaît. Le cytoplasme perd l'affinité très grande qu'il avait pour les colorants acides. A un stade plus avancé de l'atrésie folliculaire, apparaissent des phénomènes dégénératifs du côté de l'œuf. La vésicule germinative disparaît par un processus caryolytique. La chromatine se conglomère en trois ou quatre grosses boules, qui ne tardent pas à perdre leur chromaticité, et ne deviennent plus visibles. Le réticulum achromatique disparaît sans laisser de traces. La vésicule germinative se trouve représentée par une aire claire vide de tout élément figuré. Puis la membrane se résorbe à son tour, et l'ovule n'est plus constitué que par un amas de protoplasme contenant de nombreuses masses vitellines et des éléments figurés spéciaux qui méritent de retenir un instant notre attention. Ce sont des corps basophiles tout à fait comparables à des cristaux. Leur forme est toujours régulière et géométrique; en coupe optique, ils apparaissent comme de petits bâtonnets beaucoup plus longs que larges, à bords parallèles, dans toute leur longueur, et dont les extrémités sont tranchées nettement. Il ont une affinité assez marquée pour les colorants du noyau. Leur largeur est à peu près égale, mais il y a de grandes variations dans leur longueur. Il ne saurait s'agir là d'un artefact de préparation, car nous les avons rencontrés dans des coupes fixées par différents réactifs.

Ce mode de dégénérescence de la vésicule germinative est la règle dans l'ovaire de Lapine à cet âge. Nous n'avons jamais eu l'occasion d'observer de segmentation de l'œuf, comme cela est fréquent chez le Rat.

En même temps que la chromatolyse du noyau, a lieu la disparition de la zone pellucide. Cette membrane commence d'abord par subir une hypertrophie considérable; elle arrive à former autour de l'œuf une coque épaisse, difficilement colorable, constituée par un fin réticulum, renfermant dans ses mailles un enchylème incolore. Puis de larges vacuoles se développent de place en place au détriment de la substance qui la forme, et qui se résorbe bientôt complètement sans laisser de traces. L'ovule,

libéré maintenant au centre de la granulosa, ne tarde pas à disparaître à son tour. Sa membrane se résorbe, et son protoplasme s'effrite et se désagrège en une infinité de petits grains disséminés dont l'existence est passagère.

Lorsque les processus régressifs de l'œuf touchent à leur fin, la couche granuleuse et la membrane de Slavjansky, qui jusqu'alors avait résisté à la dégénérescence, deviennent le siège d'altérations dégénératives que nous allons passer en revue.

Du côté de la granulosa, les altérations frappent en premier lieu le protoplasme. La membrane des cellules disparaît, le protoplasme se répand et forme un magma granuleux dans lequel il est impossible de retrouver les limites des territoires cellulaires. Dans cette masse, se développent des vacuoles très nombreuses, de diamètre différent, qui lui donnent un aspect réticulé. Le noyau des cellules devient alors la proie des phénomènes dégénératifs de *karyorrhexis* et de *pycnose.*

Dans le premier cas, la chromatine se dispose en petites gouttelettes qui se trouvent libérées dans le protoplasme par suite de la disparition de la membrane nucléaire. Le second mode de dégénérescence est caractérisé par la condensation de la chromatine, en une seule masse irrégulière, pendant que l'aire nucléaire prend une teinte foncée homogène par l'action des colorants basiques.

La membrane de Slavjansky suit un processus involutif parallèle à celui de la granulosa. Normalement, elle se présente sur les coupes comme une membrane mince, régulière et à bords parallèles, quelle que soit l'idée qu'on s'en fasse, qu'on la considère comme amorphe [**Kœlliker** (24), **Nagel** (28)], ou comme étant de nature endothéliale [**Waldeyer** (4)]. Au cours de l'atrésie du follicule, elle subit des changements de forme. Elle s'épaissit considérablement, jusqu'à acquérir une largeur de 10 à 15 μ. Elle demeure toujours hyaline et amorphe, et ne renferme jamais d'éléments cellulaires; ce fait tendrait à confirmer les vues de **Kœlliker** (24) et de **Nagel** (28), qui assimilaient cette membrane aux membranes basales des épithéliums. La diminution de la tension qui règne dans l'intérieur du follicule consé-

cutive à la disparition de ses parties constituantes, a pour effet d'amener le plissement de cette membrane hypertrophiée. Elle décrit une série de sinuosités très marquées, et dessine à peu près une élégante rosace, qui se rétracte de plus en plus à mesure que le magma résiduel central diminue de volume. La membrane, ainsi transformée, persiste fort longtemps et demeure le seul élément témoin de l'existence antérieure d'un follicule de de Graaf (fig. 16, 17, 18).

La formation folliculaire détruite, à sa place va s'édifier le faux corps jaune. Nous avons laissé la thèque au moment où sa couche interne s'est hypertrophiée, et présente une épaisseur considérable. Dès ce moment, sa texture change. Elle formait un anneau composé d'une manière homogène de cellules intimement juxtaposées les unes aux autres; des tractus vasculo-conjonctifs émanés de la thèque externe vont rompre cette homogénéité. Ils transpercent la colonne de cellules dans un ordre déterminé. Leur direction générale est non pas orientée suivant les rayons du faux corps jaune, mais parallèlement aux rayons de l'ovaire. Ils dissèquent, dans ce tissu, de courtes colonnes cellulaires ayant toutes à peu près la même direction.

A la longue, le faux corps jaune perd son individualité. Lorsqu'il ne reste plus trace de la membrane de Slavjansky, il perd sa disposition arrondie. Il s'étire, s'aplatit transversalement (fig. 18).

Les colonnes cellulaires modifient leurs rapports réciproques, se trouvent rapprochées de celles qui appartiennent aux faux corps jaunes voisins, et le stroma ovarique se trouve, vers le septième ou le huitième mois, semé, dans toutes ses parties, de petites cavités alvéolaires, logeant des nids de cinq à dix cellules, qui se transformeront en cellules interstitielles.

La différenciation des cellules interstitielles débute dans une zone plus ou moins voisine du centre de l'ovaire. Cela s'explique par ce fait que cette région possède les follicules les plus anciens et les plus avancés dans leur évolution. Dans la période pré-sexuelle, ils dégénèrent les premiers, en donnant naissance aux faux corps jaunes.

Les éléments du faux corps jaune ont des dimensions assez restreintes. Ils ne mesurent que 10 à 14 μ de diamètre, avec un noyau de 5 à 6 μ. Leur protoplasme est encore pauvre en enclaves graisseuses. Ils conservent ces caractères jusqu'au moment de la puberté, où ils se transforment en cellules interstitielles adultes, telles que nous les avons décrites dans la première partie de notre travail. Cette transformation se produit par un simple accroissement du volume de la cellule rendu nécessaire par le dépôt, dans l'intérieur du cytoplasme, de nombreuses granulations graisseuses. Le noyau et le cytoplasme ne semblent pas augmenter beaucoup leur masse; le premier reste à peu près ce qu'il était et le second, au lieu d'être condensé avec homogénéité autour du noyau, prend une disposition alvéolaire qui lui permet d'occuper un volume plus grand.

La transformation des éléments du faux corps jaune en cellules interstitielles s'opère simultanément dans chaque petit nid de cellules, puis gagne de proche en proche dans l'ovaire suivant une progression centrifuge. Elle est terminée vers le septième mois. Le stroma conjonctif paraît diminuer d'importance; il s'organise en loges très larges qui livrent place aux formations interstitielles et leur donnent une apparence lobulée très nette. Chacun des lobules ainsi dessinés ne répond pas à un seul corps jaune atrétique; il est beaucoup plus étendu, et doit résulter de la fusion de plusieurs.

Comme chez le Rat, la différenciation de cellules interstitielles se poursuit pendant la période d'activité sexuelle; mais très ralentie et beaucoup moins importante que pendant la période présexuelle.

Chez le Cobaye, la Souris et le Hérisson, nous n'avons pas obtenu de série nous permettant de suivre depuis l'origine le développement de la glande interstitielle. Mais nous avons rencontré dans les coupes des images exactement superposables à celles qui forment certains stades que nous avons décrits chez le Rat et chez le Lapin. Cela nous permet de penser que les processus histogéniques sont comparables chez ces diverses espèces de Mammifères.

En résumé, la cellule interstitielle, bien qu'épithéliale par ses caractères histologiques, est d'origine conjonctive; en cela, nous sommes d'accord avec la majorité des auteurs qui se sont préoccupés de cette question [**Pflüger** (1), **Schrœn** (2), **His** (3), **Tourneux** (5), **Mac Leod** (7), **Van Beneden** (8), **Plato** (14), **Regaud** (16)]. Quant au processus histogénique qui préside à la transformation des éléments conjonctifs en cellules interstitielles, il ne se produit pas aussi simplement que le pensent les auteurs précités. Pour eux, une cellule conjonctive quelconque du stroma ovarique est capable de se transformer en cellule interstitielle. L'étude de l'ovaire en voie de développement ne montre point ce fait; cette destinée est réservée aux cellules qui constituent la partie interne de la *theca folliculi*. Pourquoi cette propriété leur est-elle exclusivement dévolue? Il est difficile de le dire; leur origine est cependant la même que celle des cellules du tissu conjonctif du stroma, tous sont d'accord sur ce point; leurs caractères cytologiques chez les animaux jeunes ne diffèrent en rien de tous les éléments du stroma.

Puis, sans cause connue, elles changent de formes, et se métamorphosent en éléments épithélioïdes. Le processus commence par un point de la thèque puis se généralise à toute cette membrane. Le follicule de de Graaf dégénère et se trouve remplacé par la theca transformée en un corps d'apparence épithéliale dont l'aspect rappelle assez bien celui d'un corps jaune [**Kœlliker** (24), **Rabl** (22), **P. Bouin** (25), **Van der Stricht** (26)]. En raison de cette ressemblance on lui a donné le nom de corps jaune atrétique [**Kœlliker** (24)], ou de faux corps jaune [**P. Bouin** (25)].

La cellule du faux corps jaune est chez le Rat à peu près comparable à la cellule interstitielle. Elle a le même volume, le même aspect; les enclaves graisseuses sont déjà différenciées. Le faux corps jaune, pour former le tissu interstitiel ne subira que des changements d'ordre topographique. La période histogénique a précédé la période d'organogenèse. Chez le Lapin, le contraire se produit. Pendant toute la durée du faux corps jaune les cellules sont différentes de ce qu'elles deviendront lors de la constitution de la glande interstitielle. Lorsque cette dernière

est fixée dans sa texture définitive par suite de la désagrégation des faux corps jaunes, les cellules acquièrent seulement les caractères qui en feront des éléments interstitiels.

Dans les deux cas, le processus histogénique est de beaucoup le plus rapide, et dure environ quinze jours. Nous avons pu fixer ce terme, car c'est l'intervalle de temps qui existe chez le Rat entre le moment où apparaissent les premières cellules graisseuses dans la thèque, et celui où les premiers faux corps jaunes sont arrivés à leur taille maximum ; et, chez le Lapin, entre la date de la différenciation des premières cellules interstitielles et celle où la glande interstitielle est complètement constituée. La période organogénétique est plus longue ; sa durée est de trois à quatre mois chez le Rat et de deux à trois mois chez le Lapin.

Le faux corps jaune ne doit pas être considéré comme une formation spéciale ayant une individualité propre, c'est un stade transitoire du développement de la glande interstitielle, trait d'union entre l'état conjonctif non différencié, et son état définitif et épithélial que nous avons décrit dans la première partie de notre travail.

Conclusions.

1° Le tissu interstitiel est abondant dans les ovaires de Mammifères que nous avons étudiés (Rat, Souris, Cobaye, Lapin, Murin, Taupe, Hérisson). Il n'a point le caractère diffus, inorganisé que lui attribuent la plupart des auteurs. Il est au contraire disposé avec ordre en nids ou lobules cellulaires bien individualisés, et orientés généralement suivant les rayons de l'ovaire (fig. 1, 2);

2° Les cellules qui le constituent (*cellules interstitielles*) ont une nature glandulaire évidente (fig. 3, 4, 7, 8, 9). Leur orientation spéciale autour des vaisseaux sanguins indique une fonction de sécrétion interne (fig. 5 et 6);

3° Par sa texture générale et par la structure de ses éléments, le tissu interstitiel ne justifie plus son nom. C'est un organe glandulaire, qu'il y a lieu de désigner sous l'appellation plus

appropriée de *glande interstitielle de l'ovaire*. Son rôle physiologique est encore inconnu;

4° Cette glande se développe au moyen d'éléments conjonctifs spéciaux, les cellules de la thèque des follicules de de Graaf, mais après que ces éléments se sont différenciés en un organe d'apparence épithéliale, le *faux corps jaune*. Chez le Rat, les éléments du faux corps jaune, pour former la glande interstitielle, ne subissent plus que des modifications dans leur arrangement; chez le Lapin, la différenciation histogénique ne s'effectue qu'après la période d'organogenèse de la glande (fig. 11, 12, 13).

Bibliographie.

1. Pflüger. — Die Eierstœcke der Saügethiere und des Menschen. Leipzig, 1863.
2. Schroen. — Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstock's der Saügethiere. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd XII, 1863.
3. His. — Beobachtungen über den Bau des Saügethiereierstock's. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd I, 1865.
4. Waldeyer. — Eierstock und Ei. Leipzig, 1870.
5. Born. — Ueber die Entwickelung des Eierstocks des Pferdes. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1874.
6. Tourneux. — Des cellules interstitielles de l'ovaire. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XV, 1879.
7. Mac Leod. — Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des Mammifères. *Arch. de Biol.*, t. I, 1880.
8. Van Beneden (Ed.). — Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mammifères. *Arch. de Biol.*, t. I, 1880.
9. Schulin. — Zur Morphologie des Ovariums. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XIX, 1881.
10. Harz. — Beitræge zur Histiologie des Ovariums der Saügethiere. *Archiv. f. mikr. Anat.*, Bd XXII, 1883.
11. Chiarugi. — Ricerche sulla struttura del' ovaia della Lepre. *Istituto anatomico di Siena*, 1885.
12. Paladino. — Ulteriori ricerche sulla destruzione e rinovamento continuo del parenchyma ovarico nei Mammiferi. Napoli, 1887.
13. Janosik. — Zur Histologie des Ovarium. *Sitz. d. Kais. Akad. der Wissensch.*, Bd XCVI, Heft IV, 1888.
14. J. Plato. — Zur Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd L, 1897.
15. Coert. — Over de ontwikkeling en den bouw van de Geslachtsklier bij de zoogdieren, meer in het bijzonder van den Eierstock. Prœfschrift von Leiden, 1898 (analysé dans *Zool. Jahresbericht*, 1898.)
16. Regaud et Policard. — Notes histologiques sur l'ovaire des Mammifères. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 1901.
17. V. Winiwarter. — Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères. *Arch. de Biol.*, XVI, 1900.

18. Flemming. — Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Saügethiereiern beim Untergang Graafscher Follikel. *Arch. f. Anat. und Physiol. Anat., Abth.*, 1897.
19. Schottlænder. — Beitræge zur Kenntniss der Follikelatresie nebst einigen Bemerkungen über die unverænderten Follikel in den Eierstocken der Saügethiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXVII, 1891.
20. Janosik. — Die Atrophie der Follikel und ein seltsames Verhalten der Eizelle. *Arch. f. mikr. Anat.*. Bd XLVIII, 1897.
21. Henneguy. — Recherches sur l'atrésie du follicule de de Graaf chez les Mammifères et quelques autres Vertébrés. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXX, 1894.
22. Rabl. — Beitrag zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Saügethiere. *Anat. Hefte*, Hft. XXXIV-XXXV, Bd XI, 1898.
23. Lindgreen. — Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanælchen in der Zona pellucida der Saügethiereies über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. *Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth.*, 1877.
24. Koelliker. — Ueber Corpora lutea atretica bei Saügethieren. *Verhandl. der Anat. Gesellsch. in Kiel*, 1898.
25. P. Bouin. — Atrésie des follicules de de Graaf et formation de faux corps jaunes. *Bibl. Anat.*, 1899.
26. Van der Stricht. — La ponte ovarique et l'histogenèse du corps jaune, *Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique*, 1901.
— L'atrésie ovulaire et l'atrésie folliculaire du follicule de de Graaf dans l'ovaire de Chauve-Souris. *Verhandl. der Anat. Gesellsch. in Bonn*, 1901.
27. Schmaus und Albrecht. — Ueber Karyorrhexis. *Virchow's Archiv*, Bd CXXXVIII, 1894.
28. Nagel. — Das menschliche Ei. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXI, 1888.
29. Slavjansky. — Recherches sur la régression des follicules de de Graaf chez la Femme. *Archives de physiol. norm. et pathol.*, vol. VI, 1879.
30. Beigel. — Zur Naturgeschichte des Corpus luteum. *Arch. f. Gynæk.*, Bd XIII, 1878.
31. De Sinéty. — De l'ovaire pendant la grossesse. *C. R. Acad. des Sc.*, t. LXXXVI, 1877.
32. Hoelzl. — Ueber die Metamorphosen der Graafschen Follikel. *Arch. f. path. Anat.*, Bd CXXXIV.
33. Ranvier. — Des chylifères du Rat et de l'absorption intestinale. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXIII, 1894.
34. Kupffer. — Ueber die sogenanten Sternzellen der Saügethierleber. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LIII, 1899.
35. Sigmund Mayer. — Bemerkungen über die sog. Sternzellen der Leber und die Struktur der capillæren Blutgefæsse. *Anat. Anz.*, XIV, 1899.
36. Sedgwick-Minot. — On a hitherto unrecognised form of blood circulation without capillaries in the organs of Vertebrata. *Proced. of the Boston Soc. of Nat. History*, V. XXIX, 1900.
37. Hansemann. — Ueber die sog. Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathologischen Verænderungen. *Virchow's Arch.*, Bd CLII, 1895.
38. Altmann. — Ueber die Fettumsetzungen im Organismus. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.*, 1889.
— Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen. Leipzig, 1890.
39. Starke. — Ueber Fettgranula und eine neue Eigenschaft des Osmiumtetraoxyds. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abth.*, 1895.
40. Sobotta. — Ueber die Bildung des Corpus luteum bei Maus. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVII, 1896.
— Ueber die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen. *Anat. Hefte*, Bd VIII, 1897.
41. A. Prenant. — De la valeur morphologique du corps jaune. Son action physiologique et thérapeutique possible. *Rev. gén. des Sc.*, 1898.

42. M. Bouin. — Histogenèse de la glande génitale femelle chez *Rana temporaria*. *Thèse de la Fac. des Sc. de Nancy*, 1900, et *Arch. de biol.*, t. XVII, 1900.
43. A. Prenant. — Sur le protoplasma supérieur. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXXIV, XXXV, 1898 et 1899.
44. Mathieu (Ch.). — De la cellule interstitielle du testicule et de ses produits de sécrétion (cristalloïdes). *Thèse de Nancy*, 1898.
45. Friedmann. — Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LII, 1898.
46. Sénat. — Contribution à l'étude du tissu conjonctif du testicule. *Thèse de Lyon*, 1900.
47. Branca et Félizet. — Histologie du testicule ectopique. *Journ. de l'Anal. et de la Physiol.*, t. XXXIV, 1898.
48. Child. — Centrosome and sphere in the Ovarian Stroma of Mammals. *Zool. Club. Univ. Chicago* (analysé dans *l'Année biol.*, 1897).

Explication des planches VII et VIII.

Les figures ont été dessinées à la chambre claire d'Abbe à des grossissements que nous indiquerons pour chacune.

Planche VII. — Histologie de la glande interstitielle.

Fig. 1. — Tranche d'un ovaire de Lapine fixé au liquide de Flemming. — Gr. environ 10. — *C. j.* Corps jaune vrai — *nod. int.* Nodules de tissu interstitiel. — *Str.* Stroma. — *v.* vaisseau du hile.

Fig. 2. — Coupe totale d'ovaire du Murin. — Formol picrique, hématoxyline ferrique, éosine. — Gr. env. 50. — *C. i.* Cellules interstitielles. — *f. f. f.* Follicules de de Graaf. — *c. s.* Canaux segmentaires.

Fig. 3. — Coupe d'ovaire de Lapine gravide, fixé au formol picrique. — Hématoxyline ferrique, éosine. — Gr. 500. — *C. i.* cellules interstitielles. — *cap.* coupe d'un capillaire, avec *end.* la coupe des cellules endothéliales. — *n.* coupe d'un petit îlot de cellules interstitielles. — *t. c.* tissu conjonctif du stroma.

Fig. 4. — Coupe d'ovaire de Lapine gravide, fixé au liquide de Flemming; triple coloration de Flemming. — Gr. 500. — *C. i.* cellules interstitielles chargées de graisse. — *cap.* Coupe des vaisseaux capillaires. — *t. c.* tissu conjonctif du stroma.

Fig. 5. — Coupe d'ovaire de Lapine gravide. — Injection vasculaire au bleu de Prusse (Fixation au liq. de Tellyesniczky. Coloration hématoxyline-éosine). — Gr. 180. — *Cap.* capillaires injectés. — *c. i.* cellules interstitielles. — *c.* centrosome.

Fig. 6. — Coupe d'ovaire de Lapine. — Injection de nitrate d'argent à 1/300 dans les vaisseaux. — Fixation par l'alcool, coloration picrocarmin. — Gr. 180. — *Cap.* capillaires dont l'endothélium est imprégné. — *c. i.* parenchyme de la glande interstitielle.



Fig. I

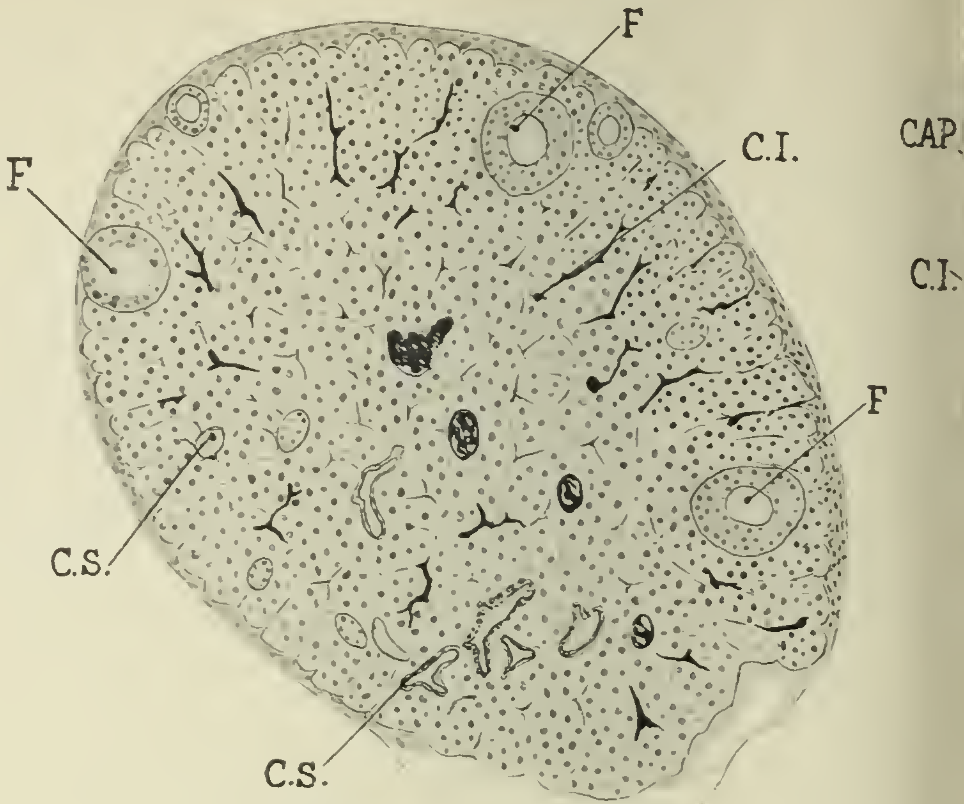


Fig. 2

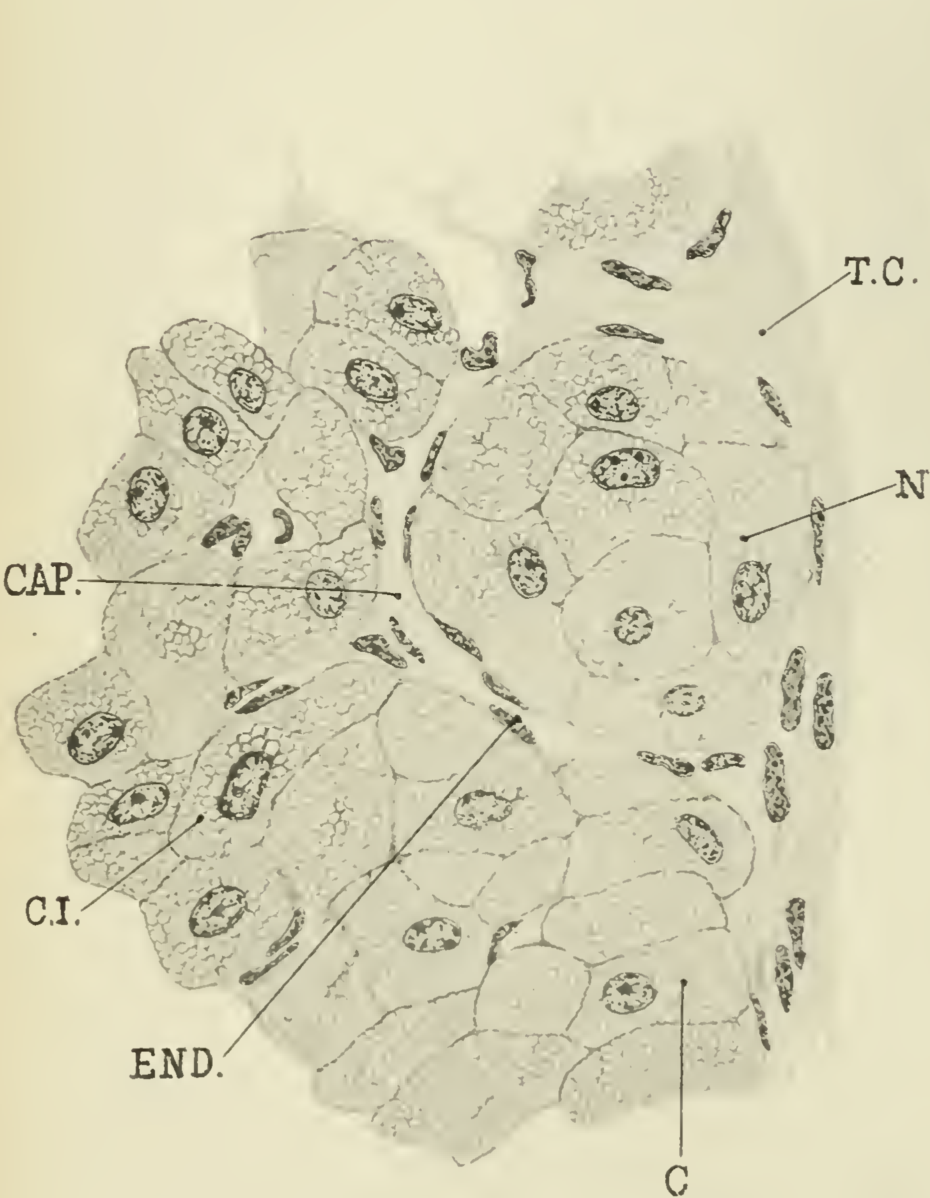


Fig. 3

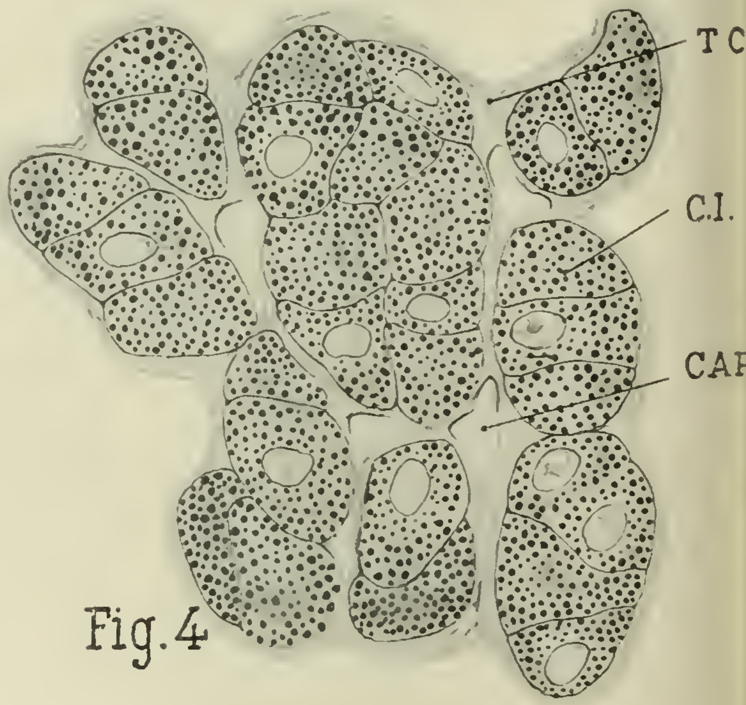


Fig. 4

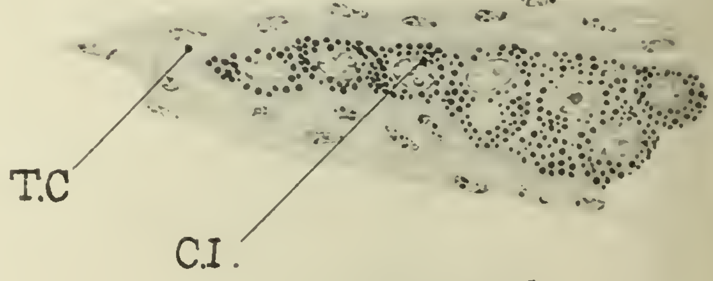


Fig. 7

M.L. del.

MASSON

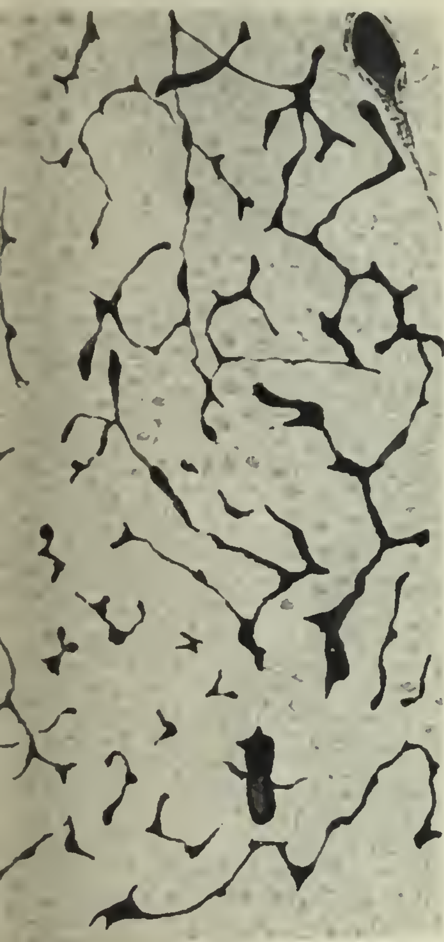


Fig.5

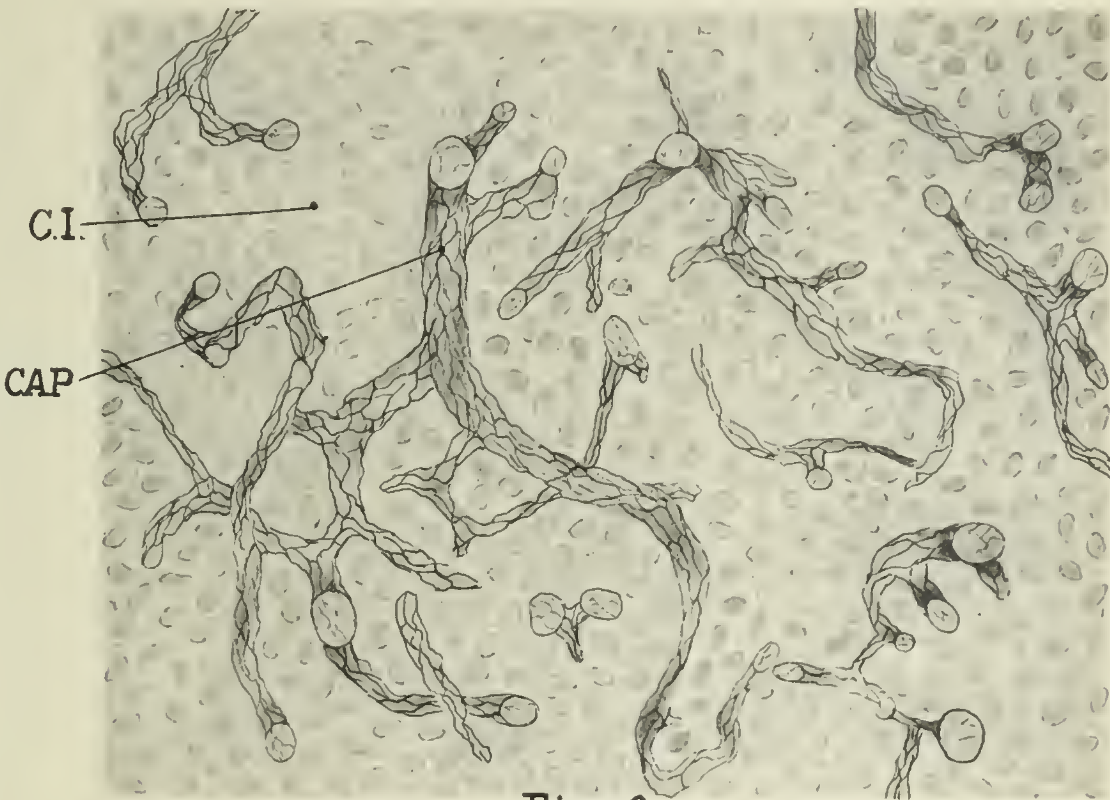


Fig. 6

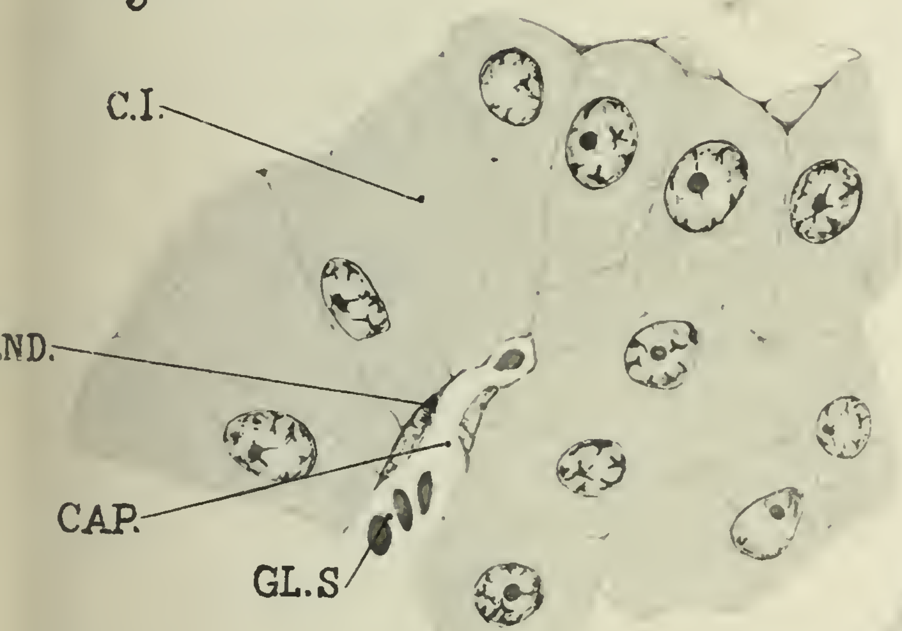


Fig. 9

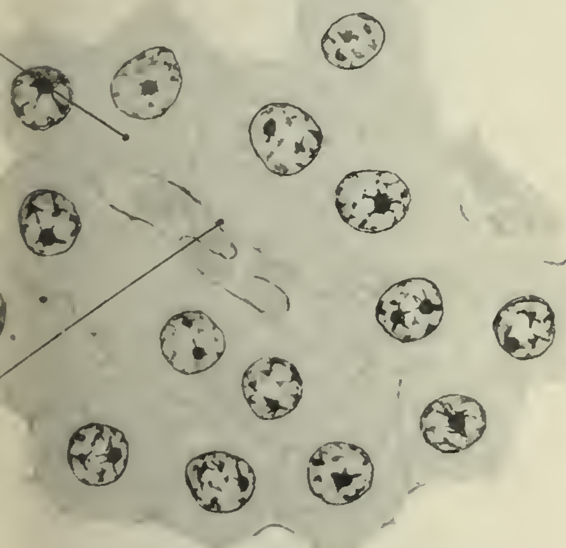


Fig. 8



Fig. 10

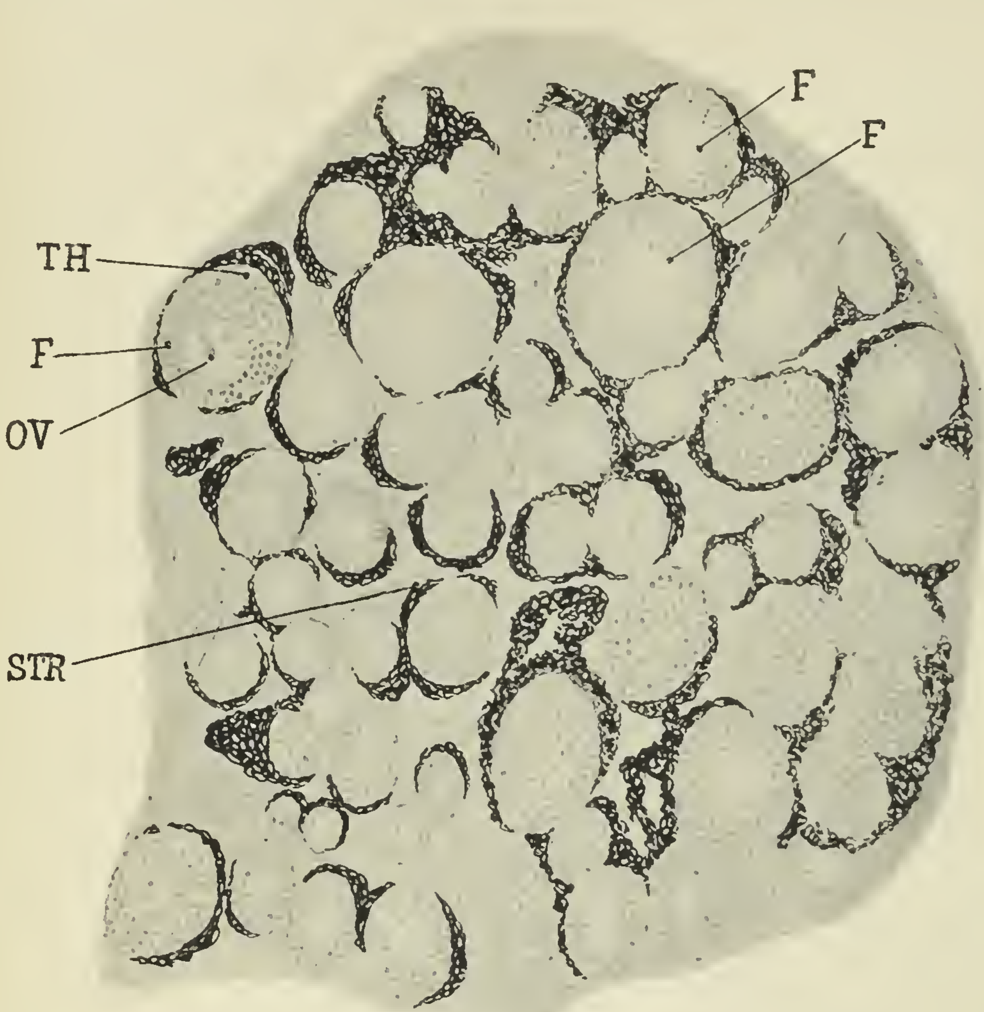
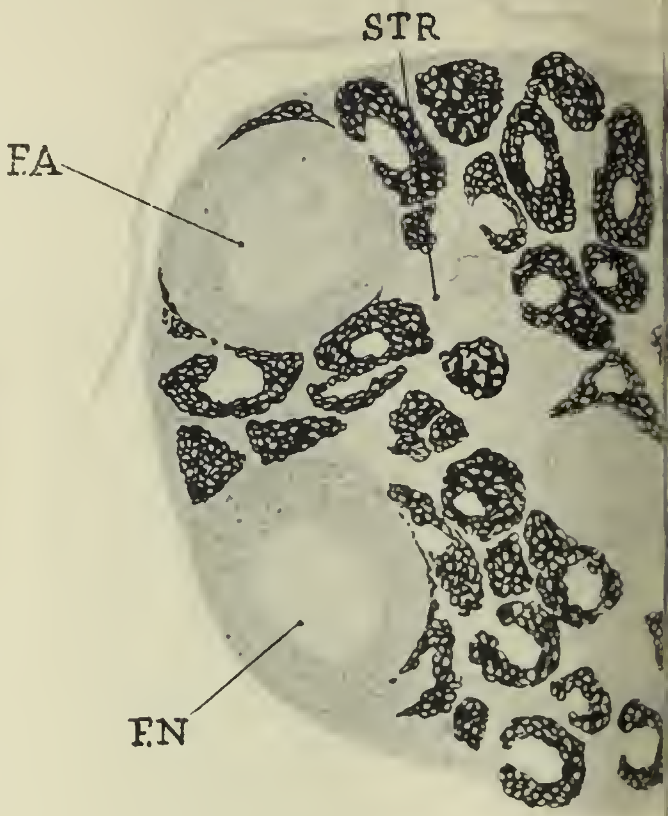


Fig. 11



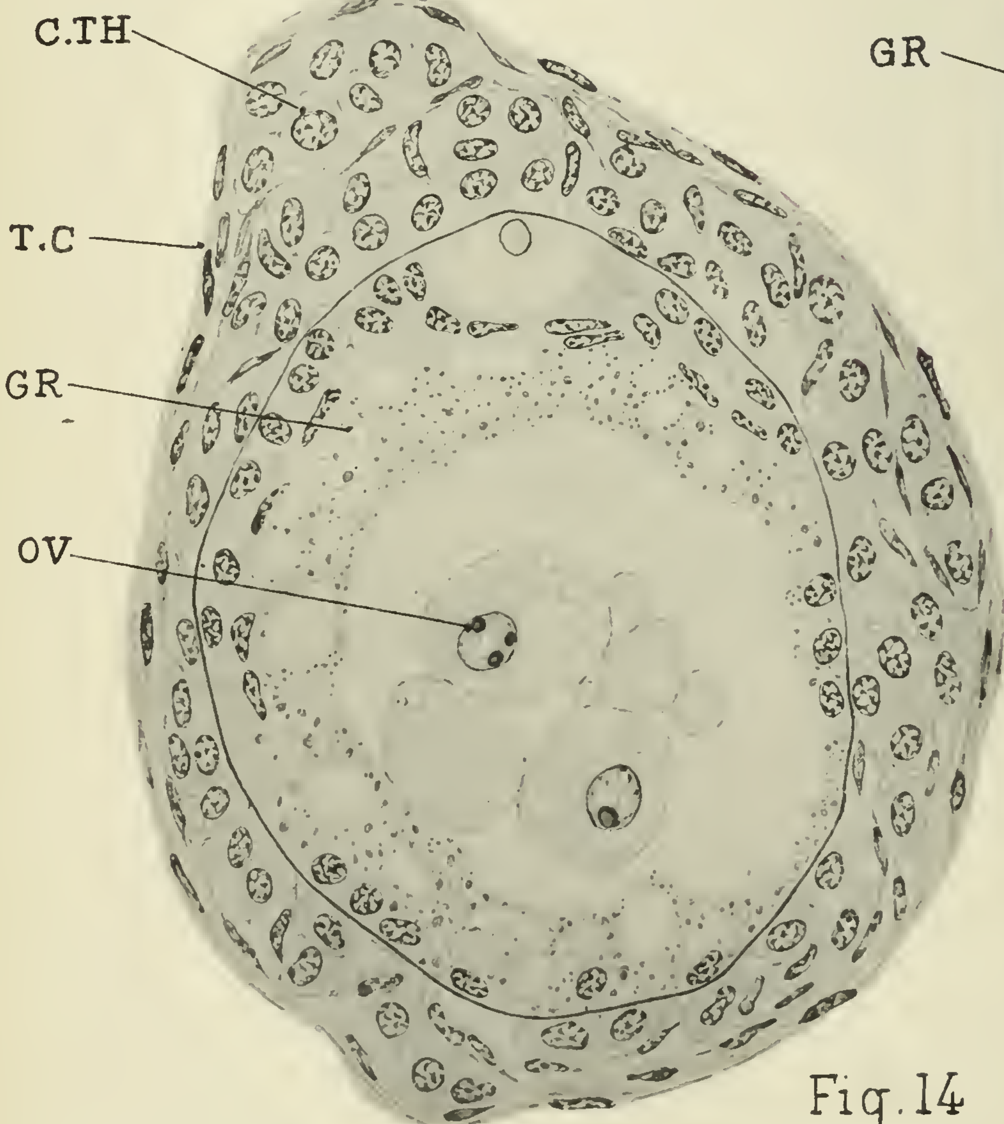


Fig. 14

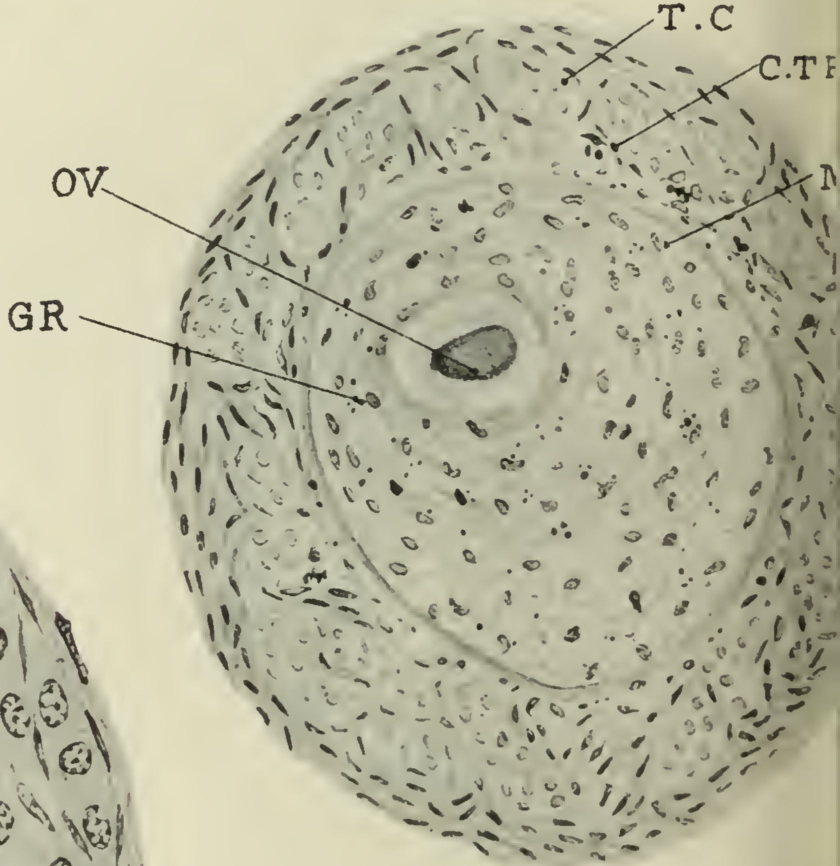


Fig. 16

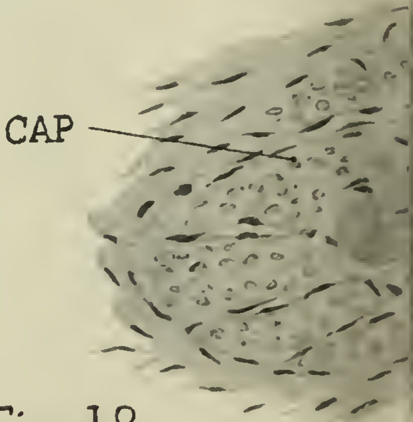
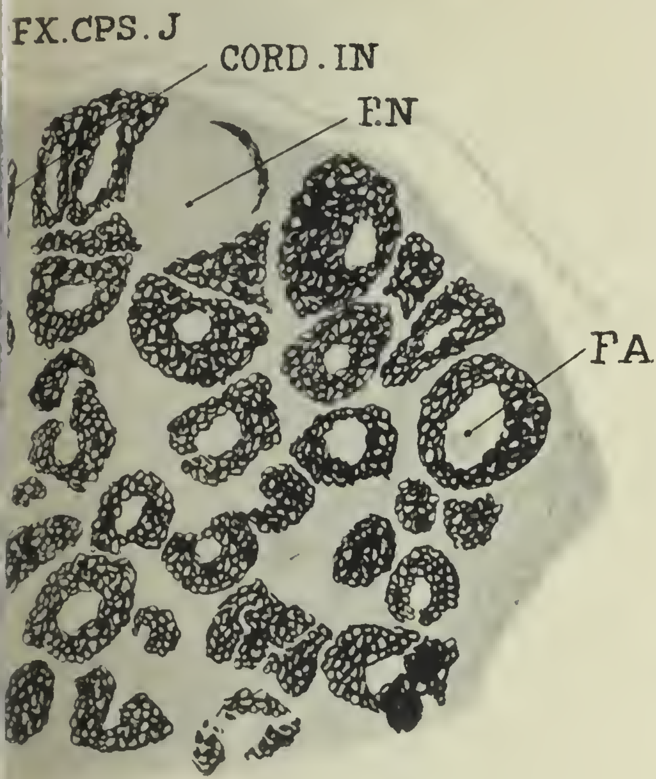


Fig. 18

M.L. del



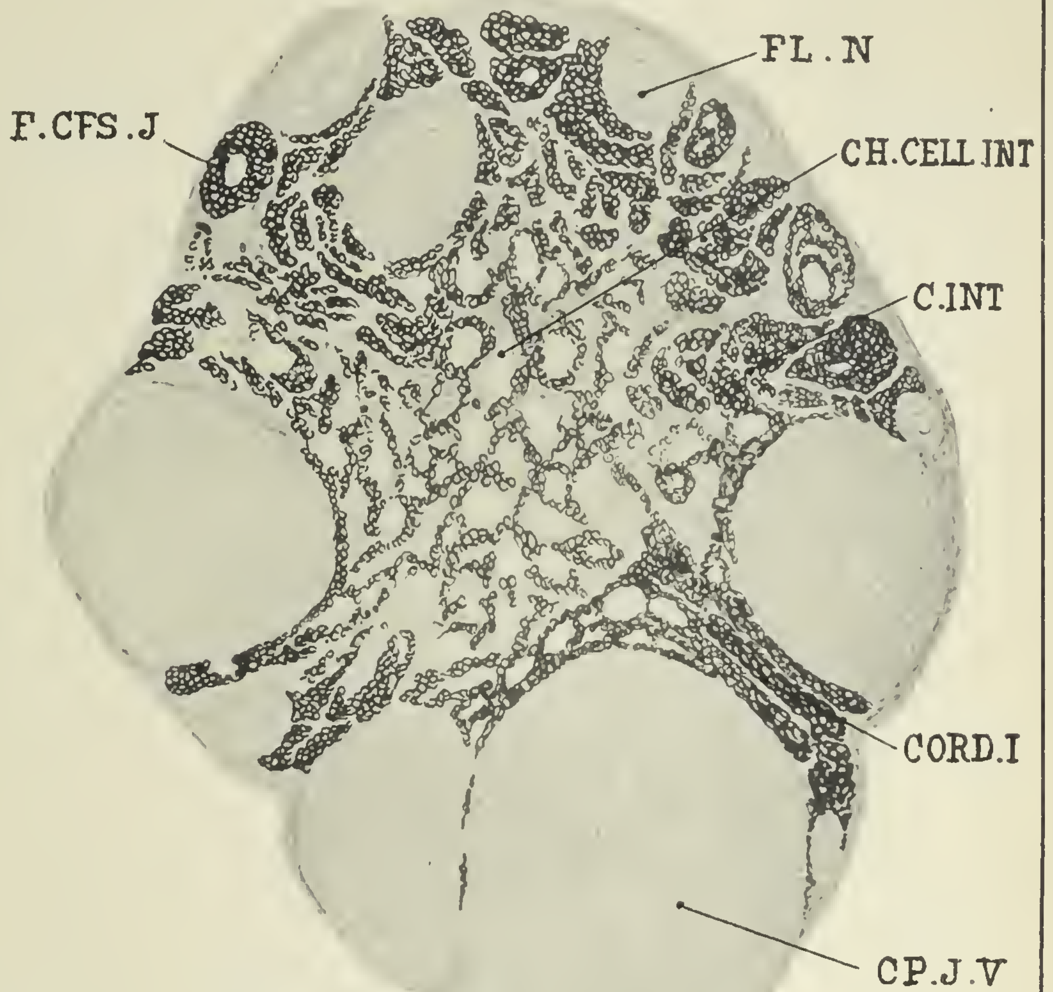


Fig.13

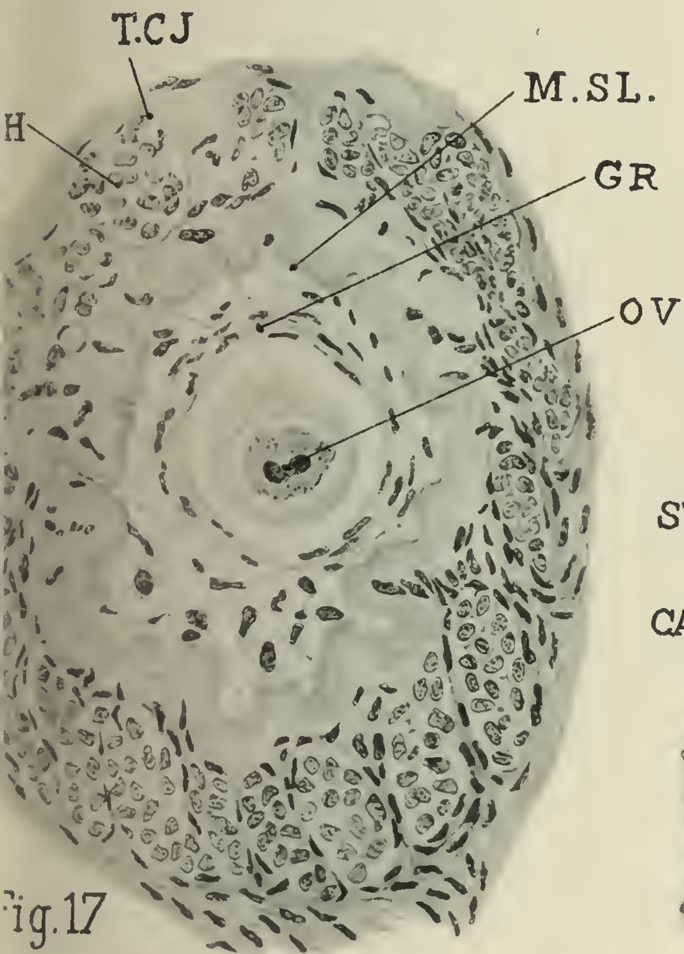


Fig.17

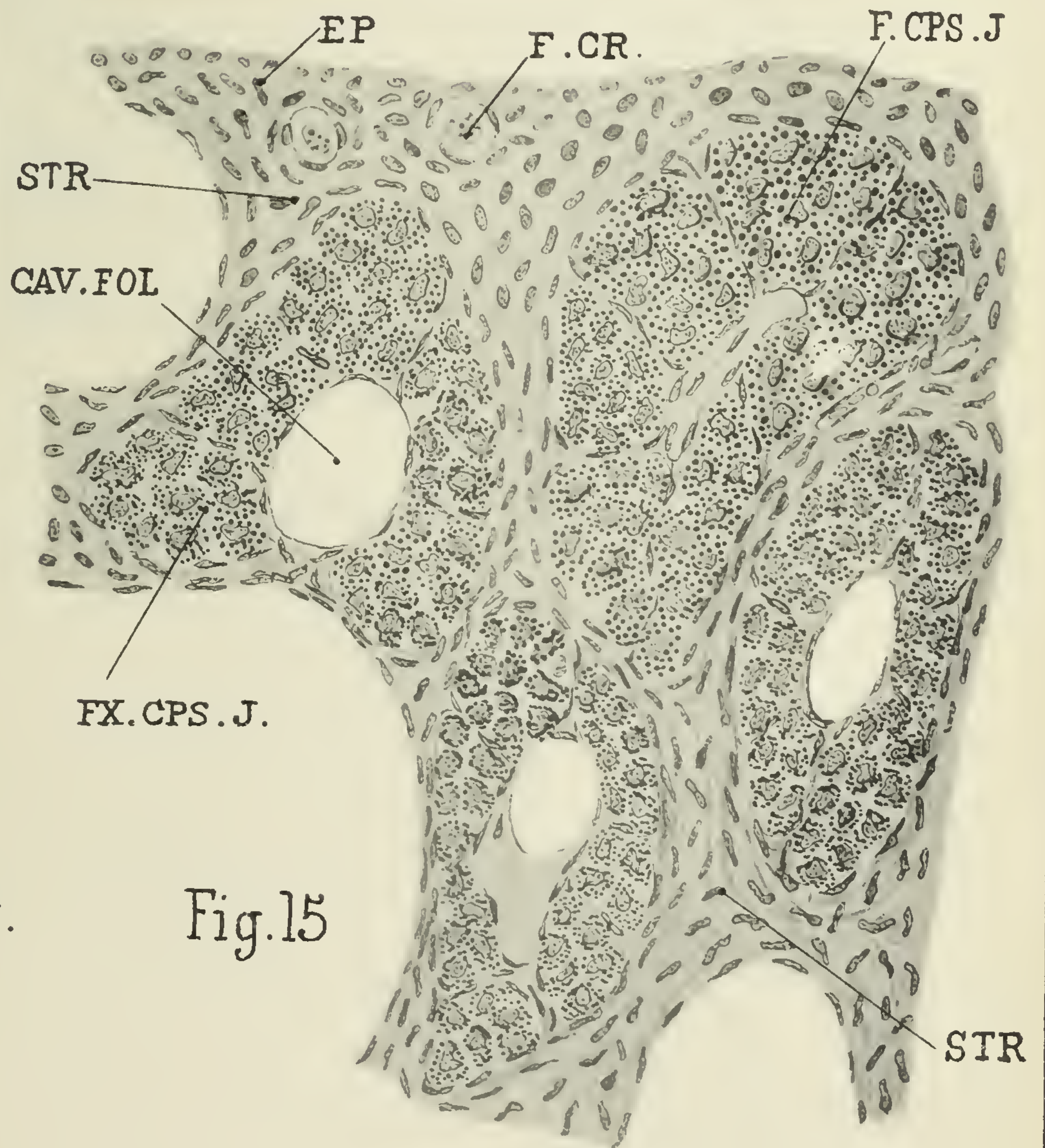
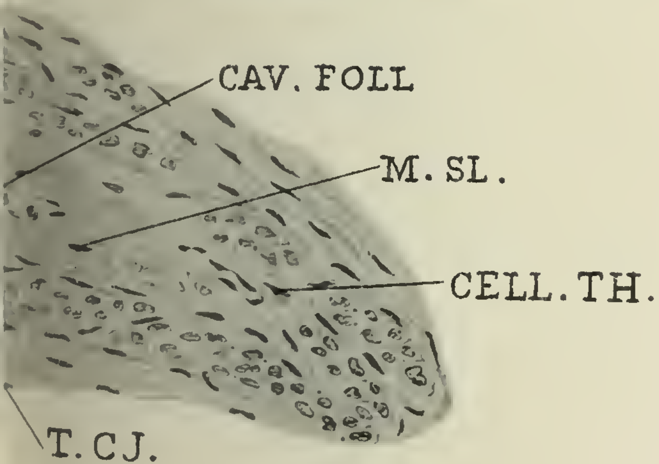


Fig.15



teurs

Fig. 7. — Coupe d'ovaire de Ratte blanche. — Fixation au liq. de Flemming; coloration safranine, vert lumière. — Gr. 500. — *c. i.* cellules interstitielles chargées de granulations graisseuses. — *t. c.* tissu conjonctif du stroma.

Fig. 8. — Coupe d'ovaire de Ratte blanche adulte. — Fixation, formol picrique. — Coloration, hématoxyline ferrique, éosine. — Gr. 1000. — *c. i.* cellules interstitielles. — *cap.* coupe d'un capillaire avec globules sanguins.

Fig. 9. — Coupe d'ovaire de Murin. Fixation, formol picrique : coloration, hématoxyline ferrique, éosine. — Gr. 1000. — *c. i.* cellules interstitielles. — *cap.* coupe d'un capillaire avec *end.* cellule endothéliale, et *gl. s.* des globules rouges.

Fig. 10. — Coupe d'ovaire de Ratte blanche de 65 jours. — Fixation, liquide d'Hermann; coloration, hématoxyline ferrique, éosine. — Gr. 1000. — *cav. foll.* cavité du follicule renfermant les résidus de l'œuf et de la granulosa. — *fx. cps. j.* éléments du faux corps jaune présentant déjà les caractères des cellules interstitielles. — *t. c.* tissu conjonctif du stroma.

Planche VIII. — Développement de la glande interstitielle.

Fig. 11. — Coupe totale d'ovaire de Ratte blanche de 11 jours. — Fixation, liquide de Flemming, montage dans la glycérine, sans coloration — Gr. 90. — *f. f.* follicules de de Graaf, quelques-uns avec *ov.* ovule. — *th.* thèque des follicules commençant à se charger de graisse. — *str.* stroma conjonctif de l'ovaire.

Fig. 12. — Coupe totale d'un ovaire de Ratte blanche de 62 jours (même technique et même grossissement que pour la fig. 11). — *f. n.* follicules normaux. — *f. a.* follicules atrétiques. — *fx. cps. j.* faux corps jaunes. — *cord. int.* cordons de cellules insterstitielles, — *str.* stroma.

Fig. 13. — Coupe d'ovaire de Ratte blanche adulte (même technique). — Gr. 80. — *cps. j.* corps jaune vrai. — *f. cps. j.* faux corps jaunes. — *c. int.* cordons de cellules interstitielles. — *ch. cell. int.*, chaînes de cellules interstielles. — *foll. n.* follicules normaux. — *str.* stroma conjonctif.

Fig. 14. — Ovaire de Ratte blanche de 24 jours (Fixation, liquide de Flemming; la graisse a été dissoute par le baume de Canada — Gr. 500. — *ov.* ovule en dégénérescence fragmentaire. — *gr.* granulosa dégénérée. — *c. th.* cellules de la thèque transformées en cellules interstitielles. — *t. c.* tissu conjonctif du stroma.

Fig. 15. — Ovaire de Ratte blanche de 65 jours. — Fixation, liquide de Flemming; coloration de Flemming. — Gr. 250. — *f. cps. j.* Quatre faux corps jaunes à des stades différents de leur développement. — *f. Gr.* Follicule de de Graaf jeune. — *Str.* Stroma conjonctif.

Fig. 16. — Ovaire de Lapine de 5 mois. — Fixation, formol picrique; coloration, hématoxyline ferrique. — Gr. 250. — *ov.* ovule dégénéré. — *Gr.* granulosa en dégénérescence. — *m. Sl.* membrane de Slavjansky un peu hypertrophiée. — *C. th.* cellules de la thèque différenciées en cellules du faux corps jaune. — *t. c.* stroma conjonctif.

Fig. 17. — Même ovaire, mêmes technique et grossissement. — La légende est la même que dans la figure 16. — A remarquer : la dégénérescence plus avancée du follicule, l'épaississement de la membrane de Slavjansky, l'accroissement de la thèque différenciée en cellules du faux corps jaune.

Fig. 18. — Même ovaire, mêmes technique et grossissement. — Faux corps jaune constitué. Il ne reste plus de l'ancien follicule que la membrane de Slavjansky hypertrophiée, qui commence à dégénérer en un point. Les cellules sont arrangées en séries disposées toutes dans la même direction. — Les capillaires, *cap*, commencent à se développer.

NOTES CYTOLOGIQUES

Par **A. PRENANT**
Professeur à la Faculté de médecine de Nancy.

PLANCHE IX.

VI

FORMATIONS PARTICULIÈRES DANS LE TISSU CONJONCTIF INTERSTITIEL DU MUSCLE VÉSICAL DU BROCHET.

Je désire faire connaître une particularité de structure que j'ai constatée dans le muscle lisse de la vessie du Brochet (*Esox lucius* L.).

Les préparations qui ont été l'objet de mes observations proviennent de vessies de Brochet infestées par un parasite de l'ordre des Myxosporidies, le *Myxidium Lieberkühni*, à l'étude duquel elles étaient tout d'abord destinées. La netteté toute particulière avec laquelle se présentaient dans ces organes les rapports des cellules musculaires et du tissu conjonctif intermusculaire, qui atteint ici un très grand développement, attira mon attention sur le muscle vésical.

Les préparations ont été faites d'après des objets fixés par divers réactifs, notamment le liquide de Flemming, le liquide de Perenyi, le liquide de Bouin (formol picrique), le sublimé et d'autres. Tous ces fixateurs m'ont permis de constater le détail histologique que je vais décrire ; ce qui, sans écarter l'idée d'un artefact, fait du moins de ce détail un artefact nécessaire avec la technique histologique actuellement en usage. Les colorations employées ont été variées ; la méthode à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain a été surtout employée. J'y ai ajouté une complication que je crois utile, et qui m'a réussi notamment après

fixation par les liquides de Perenyi et de Bouin. Après avoir coloré les coupes comme d'habitude par l'hématoxyline ferrique, et après avoir, comme d'habitude aussi, complété la coloration par un colorant de fond tel que la méthyléosine ou l'érythrosine, j'ai fait agir sur la préparation, débarrassée par lavage à l'eau de l'excès de teinture rouge, du vert-lumière (Lichtgrün) en solution aqueuse forte. Dans ces conditions, on obtient une triple coloration qui est très utile. La chromatine nucléaire et toutes les formations qui retiennent la laque d'hématoxyline étant colorées en noir foncé, le protoplasma des fibres musculaires lisses avait une teinte rose (méthyléosine) et le tissu conjonctif intermusculaire était coloré en vert (vert-lumière). Je me suis assuré, en appliquant cette triple coloration à des objets tout à fait différents, par exemple à des tissus végétaux, que là aussi elle était capable de rendre de grands services, en différenciant les substances dont se composent ces tissus, la cellulose retenant le vert-lumière avec autant d'élection que le fait la substance collagène dans les tissus animaux.

La coloration verte spécifique qu'avait prise dans les préparations de vessie de Brochet le tissu conjonctif intermusculaire, tranchant sur le corps cellulaire coloré en rose des éléments musculaires, permettait, on le comprend, de se faire une idée assez exacte des rapports qui s'établissent entre ces deux tissus composants, si intimement connexes, du muscle lisse. Ce n'est pas cependant de ces rapports mêmes qu'il sera question dans cet article. Je n'ai rien vu en effet de plus à ce sujet que ce que l'on sait maintenant bien, depuis les recherches de **de Bruyne** (1892), **Schaffer** (1899) et de tant d'autres. Je ne m'attarderai donc pas à décrire les relations des éléments conjonctifs avec les cellules musculaires. Je ferai moins encore la bibliographie de cette question, qu'on trouvera par exemple dans l'excellent article de **Heidenhain** [1] sur la structure de la matière contractile. Il me suffira de dire que mes observations confirment les descriptions de ceux qui admettent, outre les éléments musculaires, l'existence d'un système de travées conjonctives et qui attri-

1. **M. Heidenhain**, Struktur der kontraktilen Materie, II. *Ergebnisse der Anat. u. Entw.*, Bd X, 1900.

buent à la présence de ce système l'apparence de ponts intercellulaires entre les cellules musculaires. Quant à discuter pour savoir si ces travées sont des filaments cylindriques ou si elles ne sont que la coupe oblique ou réelle de membranelles, c'est là, à mon avis, une discussion quelque peu oiseuse. Car il y a tous les intermédiaires dans ce système conjonctif entre des membranes et des travées cylindriques. Tantôt on a sous les yeux des membranelles anastomosées, analogues à celles de **Schaffer** (1899), **Heidenhain** (1900) et d'autres; tantôt au contraire il s'agit d'un réseau de travées cylindriques tel que celui qu'a décrit mon élève **Garnier** (1897) sur d'autres objets. Dans la plus grande partie des figures 1-4, le tissu conjonctif intramusculaire forme un réseau de travées plus ou moins fines. En certains points, et notamment au voisinage des fibres musculaires, ces travées s'élargissent et peut-être aussi s'amincissent, de sorte que la grandeur des cavités qu'elles limitent diminue fortement. C'est sans doute par la fusion complète des travées et par la disparition totale des mailles que prennent naissance les larges bandes conjonctives, en forme de membranes, qui bordent les fibres musculaires dans la figure 4 et qui se rattachent d'ailleurs au réseau conjonctif. Quoi qu'il en soit, je n'ai distingué nulle part avec netteté des alvéoles clos limités par ce système conjonctif, et je crois que toutes les mailles du système communiquent largement ensemble.

Quant aux rapports précis des travées conjonctives, membraniformes ou filamenteuses, avec les cellules musculaires, les membranelles ou les travées entourent les extrémités des cellules musculaires et les coiffent d'un réseau plus ou moins serré, comme **Garnier** l'a décrit et figuré; d'autre part on les voit aussi s'arrêter sur les bords de la coupe transversale ou longitudinale de la cellule en se confondant avec ses bords (fig. 2). Autour des éléments musculaires je n'ai du reste rien aperçu qui corresponde à un sarcolemme, même pas à un faux sarcolemme, tel qu'en pourraient former les fibres du réseau conjonctif, en fusionnant à la surface de la cellule musculaire en une membrane péricellulaire à peu près continue.

A la surface des cellules musculaires mêmes, il ne m'a pas

été possible de mettre en évidence la « couche limitante » (*Grenzschicht*) décrite par Heidenhain, et moins encore les épaississements longitudinaux de cette couche, se traduisant par des « fibrilles limitantes » (*Grenzfibrillen*), visibles sous la forme de baguettes ou sous celle de points, selon qu'on s'adresse à des coupes longitudinales ou transversales des fibres musculaires.

Voici maintenant le fait que je désire particulièrement faire connaître.

On peut déjà, à un faible grossissement, reconnaître la présence, sur le bord de la plupart des fibres musculaires, d'une rangée de petits grains vivement colorés (fig. 1, *c*). Le plus souvent, la rangée est simple et borde la fibre exactement; quelquefois il peut y en avoir en outre deux ou trois autres situées dans le conjonctif intermusculaire. Les grains sont souvent très nombreux et assez voisins les uns des autres, presque équidistants dans quelques cas. On peut reconnaître, même avec un objectif faible, qu'il s'agit le plus habituellement bien moins de grains que de petits corps piriformes, dont la petite extrémité paraît adhérer à la fibre musculaire et en être une émanation, tandis que la grosse extrémité proémine dans l'une des mailles du tissu conjonctif interstitiel. Enfin, la coloration de ces petits corps permet aisément de les distinguer; ils prennent vivement la safranine; ils conservent l'hématoxyline ferrique, si la différenciation n'est pas poussée trop loin, sinon ils se colorent comme le protoplasma des fibres musculaires, par exemple en rose par la méthyléosine.

Si l'on étudie avec un objectif à immersion homogène les caractères et les relations de ces petits corps, on constate les détails complémentaires suivants.

On peut d'abord se convaincre qu'il ne s'agit aucunement de ponts intercellulaires, de ponts de substance musculaire étendus entre deux fibres musculaires voisines; car dans un faisceau de fibres musculaires, ces corps se trouvent aussi bien (et même c'est là qu'ils sont le plus abondants) sur le bord de la fibre tourné vers l'extérieur du faisceau, que sur celui qui regarde les fibres voisines du même faisceau (fig. 1 et 4). Il est possible à cet égard d'expliquer en partie par la présence de

corps semblables les faux ponts intercellulaires que **Schaffer** (1899), **Volpino** (1899), et **Henneberg** (1900) ont trouvés sur la face périphérique des fibres musculaires, et qu'il était par conséquent impossible de considérer comme des ponts intercellulaires vrais reliant deux fibres musculaires. **Heidenhain** (1900) explique ces aspects par des phénomènes de ratatinement localisés que subit la zone superficielle des cellules musculaires. Les formations dont il s'agit ici ne peuvent simuler des ponts intercellulaires que quand l'intervalle conjonctif qui sépare deux fibres musculaires voisines est très étroit, et que par suite l'extrémité libre de ces corps paraît adhérer à l'une des fibres musculaires en présence.

On reconnaît ensuite la situation exacte et la forme de ces corps. Ceux qui confinent immédiatement aux fibres musculaires ont le plus souvent la figure piriforme que l'emploi d'un objectif faible permettait déjà de distinguer (fig. 4, *c*). La poire a une queue plus ou moins effilée et plus ou moins rectiligne, qui se continue, semble-t-il, sans séparation d'aucune sorte, avec la substance même de la fibre musculaire dont le corps piriforme paraît être une émanation directe et une sorte d'appendice. D'autres fois les corps en question ont la forme de bâtonnets un peu flexueux ou même d'anses enroulées autour de la fibre musculaire, sur laquelle ils semblent appliqués.

Mais, comme on l'a vu plus haut, les corps particuliers dont il s'agit ici ne sont pas tous adhérents à la fibre musculaire, en rapport immédiat avec elle. Il en est d'autres, qui sont complètement éloignés de tout élément musculaire et situés en plein tissu conjonctif interstitiel (fig. 1-4). La forme de ces corps intraconjonctifs est différente de celle des corps insérés sur les cellules musculaires; ils ont une forme arrondie ou un peu anguleuse, et représentent des grains ou des mottes de volume plus ou moins grand; il ne semble pas qu'ils soient la section transversale de bâtonnets. La situation de ces corps interconjonctifs est variable. Tantôt ils paraissent situés dans l'épaisseur même des travées ou des membranes du système aréolaire conjonctif; plus souvent ils habitent les mailles de ce système (fig. 2, 3).

J'ajoute qu'on trouve habituellement, dans les mailles du réseau conjonctif et seulement aussi au voisinage des faisceaux musculaires ou dans leur intérieur, un semis de granulations plus ou moins volumineuses mais d'ordinaire très fines, colorées en rose par la méthyléosine (fig. 2, *g*). Ces granulations tantôt remplissent seules les cavités du réseau conjonctif, tantôt coexistent avec les corps dont il vient d'être question. On voit quelquefois (fig. 3) des amas granuleux (*a*) qui semblent de même nature que ces granulations, et qui paraissent dus à la désagrégation des corps arrondis (*c*). En somme, il semble y avoir dans les cavités conjonctives deux sortes de substance : l'une basophile, concrétée dans chaque cavité sous la forme d'un grain volumineux, l'autre acidophile, formant un semis de granulations très fines; il n'est pas impossible que l'une de ces substances se transforme dans l'autre.

Quelle est la signification de ces singulières formations? J'avais pensé d'abord à des renforcements élastiques du tissu conjonctif interstitiel, mais j'ai bien vite abandonné cette hypothèse. En effet, d'abord il ne s'agisait pas de fibres, mais seulement de grains élastiques, dont le rôle mécanique ne peut être que des plus secondaires. En outre ces grains occupent fréquemment les mailles de la charpente conjonctive : situation où il n'est pas habituel de trouver de semblables formations. Enfin il m'a été impossible d'obtenir avec ces formations les réactions coloratives (méthode à l'orceine d'Unna, méthodes de Weigert et de Minervini) qui distinguent les fibres élastiques.

On pourrait se demander aussi, si les appendices qui garnissent le bord des fibres musculaires, et dont la substance se confond avec celle de ces fibres, ne sont pas des espèces de prolongements, de nature amiboïde par exemple, émis par les cellules musculaires. Cette interprétation, la plus acceptable certainement qu'on puisse donner des corps piriformes implantés sur la cellule musculaire, a le tort de ne s'appliquer qu'à cette catégorie de corps. Elle ne convient plus pour les corps en forme de bâtonnet ou d'anse qui sont enroulés, semble-t-il bien, à la surface des fibres musculaires. Elle devient tout à fait inutili-

sable pour les corps, de même nature cependant que les précédents, enfouis dans le tissu conjonctif interstitiel.

La troisième hypothèse qu'on peut faire à leur sujet paraîtra certainement la plus vraisemblable. Elle m'a été suggérée par mon distingué collègue **M. Heidenhain**, à qui j'avais soumis l'une de mes préparations, et les examens auxquels je me suis livré depuis n'ont fait que fortifier cette supposition dans mon esprit. Les corps en question seraient des inclusions particulières, déposées dans les mailles de la charpente conjonctive interstitielle, que ces mailles soient des alvéoles fermés ou bien des espaces ouverts les uns dans les autres. Lorsque ces corps paraissent logés dans l'épaisseur même des travées ou des membranes du réseau, cela est dû peut-être à ce qu'ils remplissent complètement les trous qu'ils occupent, ou bien à ce que la substance liquide qui les formait pendant la vie s'est coagulée sur les tissus mêmes du réseau. Quant aux corps piriformes insérés sur la fibre musculaire, ils correspondraient à des espaces de même forme perpendiculaires à la direction même de la fibre et irradiés autour d'elle. Ce qui dispose le plus en faveur de cette interprétation, c'est que dans bon nombre de points des préparations, on voit qu'à mesure qu'on s'éloigne d'un faisceau de fibres musculaires, et qu'on examine des parties du système conjonctif plus éloignées de ces fibres, le contenu des espaces conjonctifs change, et les corps arrondis ou anguleux, en tout cas compacts, que les espaces renfermaient au seul voisinage des fibres musculaires, sont remplacés par des amas irréguliers de granulations de même nature, en même temps que les espaces conjonctifs augmentent d'étendue et deviennent plus irréguliers. En partant du contenu granuleux, semblable au précipité banal et informe que donnerait un liquide coagulable quelconque répandu dans les mailles du tissu conjonctif, et que l'on trouve dans les cavités interstitielles de ce tissu à quelque distance des fibres musculaires, on arrive par une série d'états intermédiaires aux corps piriformes d'aspect si spécial que portent les fibres musculaires et qui leur forment comme autant d'appendices.

La présence de ces inclusions et de ces corps au voisinage

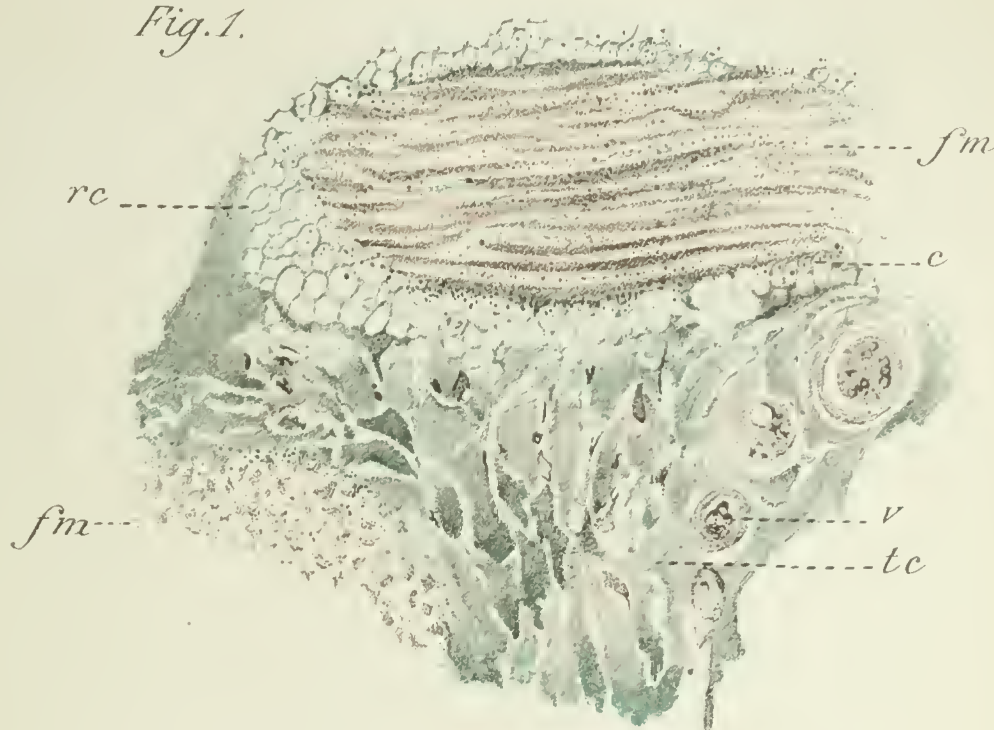
des faisceaux musculaires, leur absence loin de ces faisceaux, dans le tissu conjonctif du chorion de la muqueuse, par exemple, leur abondance dans le tissu conjonctif péri-musculaire de plus en plus grande à mesure qu'on se rapproche des cellules musculaires, leur forme et leur disposition devenant de plus en plus régulières au voisinage de ces cellules, tout cela indique qu'il ne s'agit pas d'un produit banal déposé dans le tissu conjonctif, mais d'une substance due aux échanges matériels qui se font entre le tissu et les éléments du muscle. La série de ces formations, de plus en plus parfaites et de plus en plus concrètes à mesure qu'on se rapproche du muscle, jalonne pour ainsi dire la route suivie par ces échanges matériels; les corps piriformes appendus à la fibre musculaire surtout, sont comme autant de flèches indicatives du sens du courant des substances. Tous ces corps ne sont en effet que des coagulums, mais des coagulums significatifs d'un mouvement nutritif. Quant à savoir dans quel sens se fait ce mouvement, quant à savoir si ces corps représentent des apports substantiels à la cellule musculaire, ou s'ils sont au contraire des excréta de cette dernière, rien ne permet de le décider, et ici, comme si souvent, il est à peu près impossible, un mouvément étant constaté, d'en reconnaître la direction et de dire, par exemple, s'il est progressif ou régressif. En tout cas, on peut considérer, ce me semble, la constatation de ce détail de structure comme une très légère contribution à la connaissance, encore à peu près nulle, des échanges nutritifs liés à l'activité fonctionnelle dans le muscle lisse.

Dans quelle mesure ces formations sont-elles liées au parasitisme dont sont l'objet les vessies de Brochet que j'ai examinées, c'est ce qu'il m'est impossible de déterminer, n'ayant examiné que des vessies habitées par le parasite.

En résumé :

Dans le tissu conjonctif interstitiel ou intramusculaire du muscle lisse vésical, chez des Brochets dont la vessie est habitée par le *Myxidium Lieberkühni* (fig. 1, *rc*), il existe des corps particuliers, chromatophiles (*c*), qu'on ne rencontre plus dans les régions conjonctives éloignées du muscle (*tc*). Ces corps ont la forme de grains (fig. 2, 3) ou de poires (fig. 4); ils occupent









A. Prenant, del.
Masson, et C.ie, éditeurs.
O. Cassas, lith.
Imp. L. Lafontaine, Paris.

les mailles du réseau (fig. 2, 3) ou bien paraissent situés sur les traces conjonctives mêmes. Les mailles de la charpente conjonctive peuvent renfermer aussi un semis de granulations très fines, acidophiles. Ces corps particuliers, enclaves du tissu conjonctif, limités au pourtour et à l'intérieur des faisceaux musculaires, représentent probablement des substances dues aux échanges nutritifs dont le tissu musculaire est le siège.

Explication de la planche IX.

Fig. 1. — Deux faisceaux musculaires et le tissu conjonctif interposé, vus à un faible grossissement. *fm*, ces faisceaux; l'un en coupe longitudinale, l'autre en coupe transversale; *tc*, tissu conjonctif; *v*, vaisseaux sanguins; *rc*, réticulum conjonctif qui entoure les faisceaux et qui pénètre entre les fibres; *c*, corps particuliers du tissu. × 250. Liq. de Perenyi; hématoxyline ferrique, méthyléosine, vert-lumière.

Fig. 2. — Portion d'un faisceau musculaire. *fm*, fibres musculaires; *rc*, réseau conjonctif; *nc*, noyaux des cellules de ce réseau conjonctif; *c*, corps particuliers, et *g*, granulations fines du tissu conjonctif. × 1000. Traitement comme ci-dessus.

Fig. 3. — Réseau conjonctif avec ses enclaves; *fm*, fibres musculaires; *c*, corps particuliers, enclaves des mailles du réseau conjonctif; *a*, amas granuleux qu'on trouve aussi dans ces mailles. × 1000. Traitement comme précédemment, mais avec différenciation très poussée.

Fig. 4. — Partie d'un faisceau musculaire; *fm*, fibres musculaires en coupe transversale oblique; *rc*, réseau conjonctif; *nc*, ses noyaux; *mc*, membranelles conjonctives bordant le contour des fibres musculaires; *c*, corps particuliers, ici piriformes, implantés sur les fibres musculaires. × 1000. Liq. de Bouin (formol-picrique), hématoxyline ferrique (peu différenciée), éosine.

VII

Contribution a l'étude de la ciliation. Striation et ciliation de la partie adhérente du Myxidium Lieberkühni.

Le *Myxidium Lieberkühni* Bütschli est une Myxosporidie qui habite en troupes souvent très nombreuses la vessie urinaire du Brochet. On trouve dans les vessies infestées des individus adultes, des individus jeunes et des spores. Les individus jeunes et les spores sont tous appliqués ou même fixés contre la face interne de la paroi vésicale. La plupart des formes adultes sont au contraire libres dans la cavité de la vessie.

Le mode de fixation des Myxosporidies de la vessie urinaire du Brochet n'est pas encore bien connu. Les *Myxidium* sont fixés, d'après **Thélohan**[1], par leurs pseudopodes à la surface interne des cellules épithéliales; il ne s'agit que d'un simple accolement, et sur des coupes minces on constate toujours une limite nette entre la cellule épithéliale et le parasite. D'après le même auteur, il n'y a jamais pénétration du parasite à l'intérieur de la cellule épithéliale, dont le protoplasme et le noyau demeurent parfaitement indemnes.

Pour **Cohn**[2] au contraire, les *Myxidium* peuvent s'enfoncer par une de leurs extrémités dans une cellule fortement hypertrophiée de l'épithélium vésical, ou bien ils se fixent sur cet épithélium en s'étalant à sa surface interne par une large sole. Les cellules où pénètrent les *Myxidium* ont, d'après l'auteur, subi une forte hypertrophie et ont perdu leur noyau; elles ont servi à l'alimentation du parasite. L'extrémité attachée est

1. **Thélohan**, Recherches sur les Myxosporidies. *Bulletin scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXVI, 1894.
2. **Cohn**, Ueber die Myxosporidien von Esox Lucius und Perca fluviatilis. *Inaug. Dissert. Koenigsberg*, 1895.

souvent différenciée en une sorte d'organe formé uniquement par l'ectoplasme et le « mésoplasme » de l'animal; le tout est strié longitudinalement (pl. I, fig. 8).

J'ai pu observer cette striation de l'extrémité adhérente du parasite. Mais il ne m'a pas été possible, pas plus qu'à **Thélohan**, de trouver avec certitude la pénétration du parasite dans une cellule de l'épithélium vésical. Je crains fort que les cellules vésicales hypertrophiées, desquelles le noyau a disparu et qui ont servi d'aliment au parasite, ne soient simplement les cellules muqueuses de l'épithélium. Pour en finir tout de suite avec les effets du parasitisme sur les cellules épithéliales hospitalières, je dirai que ces effets m'ont semblé nuls, de même qu'à **Thélohan**, et que l'épithélium vésical me paraît un très mauvais objet d'étude pour la détermination des conséquences du parasitisme sur les cellules habitées. Peut-être (et c'est là tout ce que je pourrais indiquer) les cellules sont-elles de forme bien irrégulière à la surface de l'épithélium; peut-être aussi les noyaux des cellules les plus superficielles et les plus directement en rapport avec les *Myxidium* sont-ils plus incisés que ceux des cellules plus profondément situées.

Le mode de fixation habituel du parasite, c'est son étalement par une large sole, appliquée sur la surface libre de l'épithélium vésical. A en juger sur les coupes, il ne paraît pas y avoir là fixation, mais seulement accolement; car on trouve toujours un interstice vide entre les deux éléments qui arrivent seulement en contact médiat l'un avec l'autre. D'ailleurs la surface interne de la vessie est très irrégulière; la limite interne de l'épithélium n'est pas facile à trouver, du moins à un faible grossissement, parce qu'alors les cellules épithéliales se distinguent très mal des parasites qui leur sont accolés. Cependant cette limite, même au faible grossissement, est indiquée habituellement par la présence d'une bande plus sombre, plus colorée, d'une chromaticité un peu spéciale, safraninophile dans les colorations à la safranine simple ou combinée, érythrophile dans le procédé à l'hématoxyline ferriqué, suivie de l'action de la méthyléosine et du vert-lumière. En examinant la préparation avec un objectif fort, on voit que cette bande

correspond à la face externe du parasite, c'est-à-dire à sa

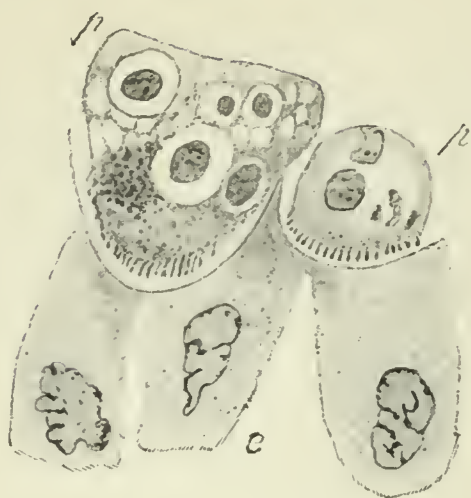


Fig. 1.



Fig. 3.



Fig. 2.



Fig. 4.

Fig. 1-4. — *Myxidium de divers âges, en rapport avec les cellules épithéliales de la vessie du Brochet.* — 1 et 2, Liquide de Flemming. Safranine. Bande plasmique, striation de cette bande et brosse. Formes jeunes du parasite : — 3. Formol picrique. Laque ferrique d'hématoxyline, méthyléosine, vert-lumière. Bordure en brosse simulant des ponts intercellulaires. Forme adulte ; — 4, Formol picrique. Laque ferrique d'hématoxyline, méthyléosine, vert-lumière. Bordure en brosse libre. Forme adulte. Dans toutes les figures, *e*, désigne les cellules épithéliales, *p*, les parasites. Grossissement pour toutes les figures = 1000 D.

surface d'accolement, au bord même de la sole par laquelle il se fixe. Elle est produite par une accumulation du plasma du

parasite sur cette face, tandis que la partie opposée apparaît comme beaucoup moins dense, beaucoup plus lâchement aréolaire, et même chez les individus jeunes, peut sembler presque vidée. En même temps, cette portion du plasma offre une coloration de quelque électivité, soit par modification chimique, soit plutôt par simple condensation de la substance. Enfin et surtout, ce plasma est manifestement strié, dans le sens perpendiculaire au bord de la sole et à la surface de fixation.

Sur d'autres parasites on voit quelque chose de différent. La zone plasmique plus colorée n'est plus striée, ou l'est de façon peu distincte; mais elle se prolonge en petits poils verticaux, en général courts, mais assez épais, qui parcourent l'interstice minime ménagé entre la surface interne de la cellule épithéliale et la face externe du parasite (fig. 1, 2, 4). Les poils peuvent être assez longs pour atteindre la face interne de la cellule épithéliale; ils figurent alors une série de ponts intercellulaires reliant les deux éléments (fig. 3). Plus habituellement, ils ne parviennent pas jusqu'à la cellule épithéliale et se terminent librement; il en résulte alors l'aspect d'une bordure en brosse, comparable aux formations de même nom décrites et bien connues ailleurs (fig. 1, 2, 4). L'image est surtout nette, lorsque, par suite d'artifices de préparation, le parasite est assez éloigné de la paroi vésicale, dont sans doute il a été détaché par l'action des réactifs; on voit alors que sa face tournée vers cette paroi est garnie d'une bordure en brosse typique.

Les poils de la bordure en brosse, au lieu d'être indépendants, peuvent être enfouis dans une bande de substance fondamentale. Cette substance est achromatique, abandonne l'hématoxyline ferrique plus vite que les poils, ce qui fait que ceux-ci, légèrement plus colorés qu'elle, ressortent assez nettement sur un fond grisâtre.

Ainsi donc, l'extrémité adhérente du parasite se distingue par un liséré strié dont les bâtonnets sont enfermés dans le contour de l'animal, ou même par une bordure ciliée (bordure en brosse) dont les poils s'élèvent à la surface de l'extrémité

fixée. La bordure en brosse ou le liséré strié sont strictement limités, il est important de le noter, à la face adhérente du *Myxidium*; sur les autres faces il est impossible de rien trouver de semblable. La surface libre des jeunes individus est tout à fait nue. Quant aux individus adultes, l'examen sur le vivant permet de se rendre compte de la plasticité extraordinaire de leur ectoplasme, qui pousse et retire tour à tour des prolongements très nombreux et de forme très variée. On les a distingués en deux principales variétés : des pseudopodes et des prolongements sétacés (**Bütschli**[1], **Cohn**[2]). Les pseudopodes sont de larges masses hyalines, mobiles; les prolongements sétacés sont effilés, souvent ramifiés. Il résulte de la présence de ces prolongements que la surface du corps d'un *Myxidium* en mouvement est toute hérissée de villosités. Sur les animaux fixés, il est difficile de retrouver ces prolongements surpris par le réactif avec leur véritable forme; il n'est en effet pas facile d'obtenir une très bonne fixation d'organismes aussi délicats que le sont les *Myxidium*[3]. Le plus habituellement, sur les coupes, la surface de l'ectoplasme se montre sinueuse, sans être villeuse, par rétraction sans doute des villosités qui existaient pendant la vie. Sur certaines préparations, on peut se convaincre que l'ectoplasme a, comme l'ont indiqué plusieurs auteurs, une structure alvéolaire et que les alvéoles y ont leur grand axe perpendiculaire à la surface. Dans la plupart des préparations, la surface de l'ectoplasme des individus libres, ne présente aucune espèce de prolongement ou d'appendice. Dans quelques-unes au contraire (fixation au liq. de Bouin), elle est hérissée de fins prolongements, très peu colorés,



Fig. 5. — *Ostoclaste du sinus frontal d'un embryon âgé de Veau.* × 400. D'après Kölliker.

1. **Bütschli**, Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXV, 1881.
2. **Cohn**, *loc. cit.*
3. Fixation par les liquides de Flemming, de Perenyi, de Bouin (formol picrique). Coloration par la safranine, seule ou combinée; par l'hématoxyline de Heidenhain suivie d'une teinture par l'éosine, ou successivement par la méthyléosine et le vert-lumière (voir ma précédente note cytologique : note VI, dans ces *Archives*).

irrégulièrement distribués, de longueur inégale; il serait difficile de voir dans ces prolongements des cils véritables à cause de l'irrégularité de leur forme et de leur distribution. Bütschli (*loc. cit.*) chez notre *Myxidium* et Thélohan (*loc. cit.*, fig. 8), chez *Chloromyxum Leydigi*, ont signalé des formations analogues. S'agit-il des prolongements sétacés de l'animal vivant? Ces appendices sont-ils des effets de l'activité filaire qu'Andrews [1] accorde à tous les protoplasmes. Sont-ce enfin de simples artefacts? Quoi qu'il en soit, ce qui est certain et ce qui est seul intéressant ici, c'est que ces appendices ne ressemblent en rien aux bordures striées et ciliées de l'extrémité fixée du parasite et ne peuvent aucunement passer pour en être une ébauche.

Dans son beau travail sur les Myxosporidies (*loc. cit*), Thélohan a décrit et figuré chez plusieurs Myxosporidies (*Myxidium Lieberkühni*, *Sphaeromyxa Balbianii*, *Myxobolus Pfeifferi*) (fig. 44, fig. 62-64, fig. 74), un ectoplasme très nettement strié, et même décomposable en bâtonnets. Cette disposition s'observe, d'après l'auteur, tantôt sur toute la périphérie de l'individu, tantôt seulement en certains points. Il n'indique nulle part qu'elle soit limitée à l'extrémité adhérente du parasite. Il est évident que cette striation a les plus grandes analogies avec celle que j'ai constatée sur la partie fixée du *Myxidium*; mais, encore une fois, je ne l'ai vue qu'en cet endroit, où elle est à peu près constante sur tous les individus examinés. Thélohan au contraire, représentant une extrémité de *Myxidium* en rapport avec les cellules épithéliales de la vessie (fig. 45) dessine au niveau de cette extrémité un ectoplasme parfaitement homogène. Dans les figures 44, 63-64, c'est à la surface libre de la Myxosporidie que se trouve l'ectoplasme strié; dans la figure 74 au contraire, il s'agit d'un *Myxobolus Pfeifferi* enfoui dans une loge conjonctive, dont toute la surface, bien que séparée de la paroi de la loge par un intervalle dû sans doute à l'action des réactifs, peut être considérée comme une surface d'adhérence.

1. Andrews, The living substance as such and as organism. *Journ. of Morphology. Suppl.* XII, 97. — Activities of polar Bodies of Cerebratulus. *Arch. f. Entw.-mech.*, VI, 98. — Filose Activity in Metazoan Eggs. *Zoolog. Bulletin*, V, 98.

Quelles sont les relations exactes des bâtonnets de la zone striée et des poils de la bordure en brosse avec le cytoplasme et particulièrement avec la masse plasmique condensée et accumulée vers la région de fixation? Il est difficile de les déterminer; et il faut pour cela des coupes très minces et surtout, ce qui n'est pas commun avec un protoplasme aussi délicat que celui des Myxosporidies, une excellente fixation.

Dans le cas d'une zone striée, faisant partie du corps cellu-



Fig. 6. — *Portion de la coupe transversale d'une villosité choriale chez un embryon humain très jeune.* — *cs*, couche syncytiale de la villosité, avec bordure en brosse. — *cc*, couche cellulaire. — *c*, cellules conjonctives. D'après Graf. v. Spee.

laire même, on voit souvent très nettement que les bâtonnets de la bande striée, qui sont peut-être composés de granules alignés, se continuent dans la bande plasmique avec les granules dont celle-ci est composée. Ces bâtonnets sont quelquefois très longs et s'enfoncent profondément dans le cytoplasme; ils peuvent être aussi incurvés et flexueux, ce qui témoigne d'une certaine souplesse. J'ai sous les yeux un *Myxidium* dont la sole adhérente, moulée sur la surface inégale de l'épithélium vésical, porte en un endroit où la surface épithéliale est plane une bordure en brosse de forme correspondante, plane et régulière; tout à côté, dans une encoche assez profonde de l'épithélium vésical s'insinue un prolongement cytoplasmique en forme de houppe, constitué par une masse striée à bâtonnets incurvés et longuement enfoncés dans le cytoplasme.

Quant à la bordure en brosse typique et complète, j'entends

par là celle où les poils sont englobés dans une substance fondamentale, elle peut être assez bien distincte de la masse plasmique sous-jacente. Je n'ai jamais vu de corpuscules basaux colorables à l'origine des poils qui la composent. Chaque poil est en général plus net, sa substance plus colorée et plus épaisse vers son extrémité libre que vers sa base, où il paraît s'effiler et se décolorer, si bien qu'à son origine il se confond quelque peu dans la substance fondamentale qui réunit les poils. Cette substance dépasse souvent, du côté profond, la base d'implantation des poils et forme une mince bande homogène, à peine, pourrait-on dire, le rudiment d'un plateau. Bien que l'extrémité des poils paraisse libre, il est probable que ce n'est là que le résultat d'une rupture et que cette extrémité adhère à la surface des cellules épithéliales de la vessie. Car, lorsque le parasite s'est séparé de la paroi vésicale, on voit que la surface des cellules épithéliales est hérissée de prolongements irréguliers et courts; ils proviennent des poils de la brosse du *Myxidium*, rompus par la disjonction du parasite et de la paroi vésicale et en représentent le tronçon pariétal.

Il y a déjà dans la bibliographie cytologique plusieurs observations qui, malgré la différence des objets d'étude, sont très analogues, sinon superposables à la même.

Ce sont celles de **Kölliker**, de **Spee** et de **Keibel**.

Kölliker[1] a observé et figure dans son traité, sur les ostoclastes qui creusent les lacunes de Howship de l'os, sur la surface de l'ostoclaste tournée vers la substance osseuse, un liséré strié, qui ressemble tout à fait par sa disposition et par les rapports de ses bâtonnets à celui du *Myxidium* (fig. 5).

Keibel[2] et **Spee**[3] ont fait une constatation analogue sur la couche syncytiale du chorion et sur les villosités choriales de l'embryon humain.

1. **Kölliker**, *Gewebelehre*, Bd I, VI[e] Auflage, 1889, p. 348.
2. **Keibel**, Zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Placenta. *Anatom. Anzeiger*, Bd IV, 1889.
3. **Graf v. Spee**, Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe etc. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, *Anat. Abth*, 1889. — Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwickelungsstufen des menschlichen Eies. *Ibid.*, 1896.

Spee compare la formation qu'il a observée et qu'il appelle bordure en brosse (*Bürstensaum*) à celle que Kölliker a décrite sur les ostoclastes. Il s'explique sur la genèse de cette bordure en brosse, en l'attribuant à une décomposition fibrillaire (*Zerfaserung*) du protoplasme cellulaire. Il est disposé à croire qu'elle se produit sous l'influence d'un courant de sucs nutritifs allant de l'utérus à l'œuf. Car on trouve de semblables décompositions fibrillaires, pareilles à des brosses, en des points où le passage régulier de matériaux à travers les cellules est admis

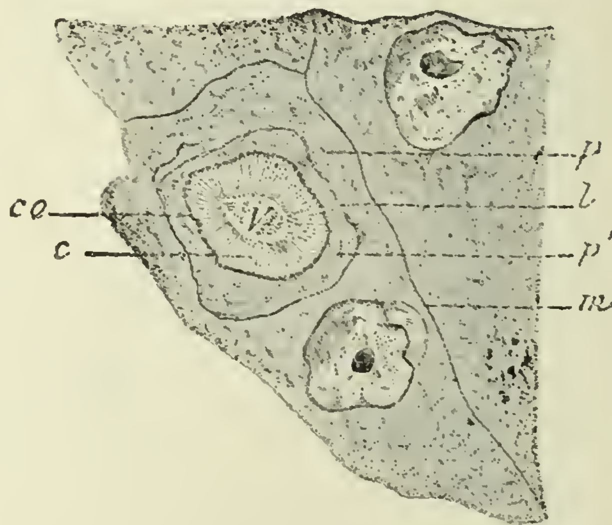


Fig. 7. — *Cellules visuelles d'Aulostomum gulo avec bordure ciliée entourant la vacuole centrale.* — *v*, cette vacuole. — *c*, bordure ciliée. — *co*, rangée de corpuscules basaux. — *p*, *p'*, protoplasma de la cellule. — *l*, membrane limitante des deux couches *p* et *p'* du protoplasma. *m*, membrane cellulaire.

par tout le monde, comme par exemple dans les cellules épithéliales des conduits excréteurs des glandes salivaires et dans celles du rein, du côté tourné vers le tissu conjonctif, comme aussi sur les ostoclastes qui habitent les lacunes de Howship.

Que représentent ces formations? Quel est aussi leur mode de production? Je ne chercherai pas à résoudre ces questions, n'ayant pas pour cela les informations cytologiques et cytomécaniques nécessaires, mais je crois qu'elles méritent d'être posées, et qu'il est bon de tirer de l'observation même grossière du fait dont il s'est agi ici, les conséquences que ce fait paraît comporter.

Pour ce qui est d'abord de la valeur morphologique des diverses formations dont il vient d'être question, on peut remarquer entre les trois cas, celui des ostoclastes, celui du syncytium

chorial et le mien, cette analogie, que la bordure striée ou en brosse se trouve sur des éléments de nature toute particulière. Il s'agit, en effet, dans les trois cas, d'éléments qui ont la valeur de syncytiums ou de plasmodes et chez lesquels toute constitution cellulaire fait défaut.

La connaissance de la valeur morphologique à attribuer à ces formations, déjà comparables entre elles au point de vue qui précède, suppose résolue, semble-t-il, une question préalable. C'est celle de savoir ce que représente en elles la face de l'élément qui porte la bordure striée, si elle peut être comparée à la face libre d'une cellule épithéliale, ou bien si au contraire elle correspond à la face basale, adhérente et profonde. Dans le premier cas, la bordure en brosse de nos formations devient l'homologue de celles des cellules épithéliales ciliées. Avec la seconde interprétation, elle devient équivalente à la zone de bâtonnets qui forme au contraire la partie profonde de mainte cellule épithéliale. C'est cette deuxième correspondance que Spee a admise, puisqu'il compare la bordure striée du syncytium chorial à la zone de bâtonnets d'une cellule rénale et d'une cellule épithéliale des conduits excréteurs glandulaires ; du reste il ne pourrait faire autrement; car pour des raisons embryogéniques qu'il est inutile de faire valoir ici, la face libre de la villosité choriale, celle qui porte la bordure striée, est en réalité, morphologiquement parlant, une face profonde. Pour les autres cas, la face garnie de la brosse est-elle la face libre ou profonde de l'élément?

La question, en réalité, n'est même pas à examiner. Il s'agit en effet, dans les exemples des ostoclastes et du syncytium chorial, d'éléments conjonctifs [1], au sujet desquels la recherche de la face libre morphologique n'aurait pas de sens. On n'a pas à se demander, puisque ces éléments n'ont pas de polarité morphologique, même théorique, si la bordure striée appartient à un pôle libre ou à l'autre. Il est tout aussi vain de chercher

1. Les ostoclastes sont indubitablement de nature conjonctive. Quant au syncytium chorial, il est de même nature, d'après l'opinion de Spee et d'un grand nombre d'autres auteurs, qui en font une couche utérine conjonctive appliquée à la surface du chorion et des villosités choriales.

une polarité morphologique dans le *Myxidium*, puisqu'il s'agit d'éléments libres d'abord de toutes parts, et fixés ensuite par l'une quelconque de leurs deux extrémités.

Dénuée ainsi de tout sens morphologique, la question prend un caractère exclusivement physiologique. Il s'agit de se figurer la raison d'être et les circonstances de la production de ces bordures striées et en brosse : le processus de la ciliation du corps protoplasmique, dans le cas du *Myxidium*, paraît se dérouler en trois stades principaux. Dans le premier, la substance plasmique s'accumule dans la zone d'accolement en une bande distincte; au second stade, cette bande plasmique subit une striation verticale; à la fin, les bâtonnets plasmiques correspondant aux stries se séparent les uns des autres, s'isolent et se dressent sous forme de poils à la surface de la sole en figurant une bordure en brosse. Je ne puis affirmer, mais il me semble très vraisemblable que les choses se passent réellement ainsi; et ce me paraît plus acceptable que d'admettre par exemple que les poils sont des espèces de pseudopoles émis par la zone superficielle et par la partie fixée du parasite.

Je rappelle que c'est à un mécanisme analogue que **Spee** a attribué la genèse des brosses du syncytium chorial, et c'est aussi de pareille façon qu'il s'est représenté la différenciation des bâtonnets formés dans la partie basale et profonde de certaines cellules.

L'interprétation de **Trambusti**[1] se rattache assez étroitement à la précédente. Cet auteur recherchant dans les cellules rénales le mécanisme de l'excrétion et examinant ses rapports avec la formation de la bordure en brosse, dit que les poils de la brosse, n'étant que les faces de contact des vésicules de sécrétion expulsées du protoplasme, ne sont donc que des parties du corps protoplasmique mécaniquement isolées, transformées en lamelles et en fibrilles par le fait de l'excrétion cellulaire.

1. **Trambusti**, Le mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion des cellules rénales en conditions normales et en conditions pathologiques. *Arch. italiennes de Biologie*, vol. XXX, 1898. — Il mecanismo di secrezione e die escrezione delle cellule renali. *Communicazione fatta all'Accademia di Scienze Mediche e Naturali in Ferrara*, 1898, cité d'après **Meves**, Ueber die Einfluss der Zellteilung auf den Secretionsvorgang, etc. *Festschrift zu Kupffer*, 1899.

Il suffit d'assister à l'évolution des cellules visuelles de la Sangsue[1] pour se convaincre de la toute-puissance déterminante que les conditions mécaniques ont sur la formation et la destinée des cils ou poils qui garnissent la paroi de la grande vacuole claire creusée à l'intérieur de ces cellules.

Si l'on examine ces cellules successivement dans la profondeur de l'œil, où elles sont le plus jeunes, dans la partie moyenne où elles sont en quelque sorte adultes, près de la surface épidermique enfin où elles sont vieilles et dégénérées, on voit que les premières ne sont creusées que d'une vacuole très petite, dépourvue de toute bordure ciliée; celle-ci apparaît dans les cellules moyennes où la vacuole s'est remplie de liquide et considérablement accrue, changeant ainsi les conditions de pression hydrostatique pour la surface intérieure de la cellule; dans les cellules âgées, le liquide augmentant toujours de quantité, la vacuole est devenue énorme et des conditions défavorables pour le maintien de la bordure ciliée ont été réalisées. Dans l'exemple des cellules visuelles des Hirudinées, comme dans les cas du syncytium chorial, des ostoclastes et des *Myxidium*, toute interprétation purement morphologique des brosses, toute comparaison avec les formations de ce nom qui caractérisent la face libre des cellules épithéliales, disparaît, puisqu'il ne s'agit ni de cellules épithéliales, ni de face libre. Une explication physiologique, mécanique même, paraît seule convenir à ces divers objets, et leur donne un intérêt général, parce qu'elle peut peut-être trouver son emploi dans tous les processus de situation et de ciliation dont le corps protoplasmique est le siège.

En résumé, il existe au niveau de la sole par laquelle les *Myxidium* se fixent à la paroi épithéliale de la vessie du Brochet, une bordure striée ou même une bordure en brosse. Celle-ci est comparable aux formations décrites à la surface des ostoclastes et du syncytium chorial, ainsi qu'autour de la

1. **Prenant**, Cils intercellulaires dans les éléments visuels des Hirudinées. *C. r. Soc. de Biologie*, 1899. — Notes cytologiques. Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. 1° Cellules visuelles des Hirudinées; cils intercellulaires. *Arch. d'anatomie microscopique*, t. III, 1900.

vacuole intérieure des cellules visuelles d'Hirudinées. Toutes ces formations ne peuvent être homologuées aux bordures en brosse des cellules épithéliales ordinaires, en raison de la nature des éléments qui les supportent et de la situation qu'elles occupent. La seule explication qui paraisse leur convenir est physiologique, ou même mécanique.

SUR LA FONCTION SÉCRÉTOIRE

ET LA MORPHOLOGIE DES PLEXUS CHOROÏDES

DES VENTRICULES LATÉRAUX

DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Par MM. Auguste PETTIT et Joseph GIRARD

PLANCHE X.

CHAPITRE I

CHAPITRE II

INTRODUCTION

§ 1. — Méthodes de recherches.

Les plexus choroïdes[1] du système nerveux central se présentent à l'histologiste dans des conditions d'observation assez rarement réalisées.

Dans la très grande majorité des cas, l'étude histologique des tissus n'est abordable que sur les pièces soumises à la longue et complexe série des manipulations nécessaires pour l'obtention de coupes minces.

L'ignorance, où nous sommes, des modifications que provoquent les divers réactifs dans la structure du protoplasma, l'action même de certains agents (la chaleur notamment) ne permettent pas à un esprit rigoureux de considérer les préparations microscopiques, obtenues suivant les procédés de la technique moderne, comme la représentation adéquate de la constitution de la matière vivante. La technique idéale, ou tout au moins le fixateur idéal, devrait ne produire aucun changement dans l'aspect du protoplasma; or, on peut actuellement affirmer, sans trop s'avancer, que les agents fournissant des résultats aussi parfaits sont actuellement inconnus[2].

Entre les mains de travailleurs inexpérimentés et n'hésitant pas à accorder leur confiance à une seule méthode, la mise en œuvre de tels procédés aboutit parfois à des erreurs

1. Les recherches exposées ici ont fait l'objet de quatre communications préliminaires : *Société de Biologie*, 27 juillet 1901 (**36**) et 14 juin 1902 (**38** et **39**). *Bulletin du Museum*, n° 5, 1902 (**37**).

2. Dans une publication récente, **J. Jolly** (**24**) s'est également préoccupé de l'action des fixateurs sur les éléments figurés du sang; après avoir passé au crible d'une critique judicieuse les résultats fournis par les divers réactifs usités en hématologie, l'auteur conclut ainsi : « Il est rare, dans les études histologiques, de trouver un fixateur général qui convienne également bien à tous les tissus. On peut même dire qu'un pareil fixateur idéal n'existe pas. Mais, pour l'étude d'un seul et même tissu, les différents éléments seront souvent fixés d'une façon très inégale par le même fixateur. C'est ce qui arrive ici pour le sang. C'est que, en effet, les réactifs qui sont les meilleurs fixateurs du noyau fixent mal l'hémoglobine et l'altèrent même directement. Cela tient à l'action de l'acide acétique qui donne d'excellents résultats pour les structures nucléaires, et, au contraire, altère l'hémoglobine » (p. 76-77).

graves. En anatomie pathologique notamment, nombreuses sont les altérations décrites de bonne foi et qui n'ont pas d'autre origine que la technique même qui a été appliquée.

Les modifications imputables aux fixateurs sont extrêmement variées, elles ne s'exercent pas toutes dans le même sens de telle sorte que l'association de *méthodes convergentes* (**Renaut**) permet, dans une certaine mesure, d'éliminer ces causes d'erreur. L'oubli de ce principe est, d'ailleurs, une source constante de discussions entre les chercheurs qui poursuivent simultanément des études analogues avec des techniques différentes. Tel n'a confiance que dans le sublimé, tel autre que dans les mélanges osmiqués, etc....

Il résulte de cette manière de procéder que, la plupart du temps, la description correspond bien plus à l'état sous lequel se présente le protoplasma après avoir été soumis à toute une série de manipulations, qu'à la structure réelle de la matière vivante. C'est là, d'ailleurs, une nécessité, inéluctable dans la plupart des cas, attendu que l'observation des tissus vivants n'est que très rarement possible et, que, même dans les conditions les plus favorables, celle-ci ne peut fournir que des renseignements très incomplets.

Cette restriction n'empêche pas que l'étude de la cellule vivante, non modifiée par les réactifs, même ceux réputés les plus fidèles, ne présente une importance capitale. Aussi, avons-nous saisi avec empressement l'occasion qui se présentait à nous d'ajouter notre contribution à cet intéressant sujet.

a) Examen des tissus vivants.

Les animaux, qui nous ont paru, pour diverses raisons, surtout matérielles, les plus favorables, sont les Cobayes de taille moyenne, pesant 150-250 grammes. A cet âge, les plexus des ventricules latéraux sont formés par une lame mince, suffisamment transparente et assez étendue, dans laquelle le pigment et les dépôts divers sont absents ou en tous cas peu abondants.

L'observation se pratique de la façon suivante :

Au moyen d'une pipette, à pointe effilée mais résistante, on perfore la membrane atlanto-occipitale et on aspire une petite quantité de liquide céphalo-rachidien ; on en dépose une goutte sur un porte-objet, sur lequel a été préalablement disposé un mince tasseau en verre. Sans tarder, de deux coups de ciseau on fait sauter la calotte cranienne du Cobaye, *celui-là même qui a fourni le liquide céphalo-rachidien*, et on incise verticalement le plafond d'un des ventricules latéraux; on met ainsi à nu le plexus choroïde correspondant; on sectionne ce dernier au niveau du trou de Monro et on le dépose immédiatement sur la lame, dans la goutte de liquide céphalo-rachidien; on applique alors une lamelle, dont la compression sur les tissus est empêchée par le tasseau sus-indiqué.

La préparation, obtenue de cette façon et examinée sur le champ avec un fort grossissement (Oculaire compensateur 4 Zeiss, et objectif achromatique F ou objectif apochromatique 1,5/1,30 du même constructeur) se présente dans les conditions décrites au paragraphe 1 du chapitre I.

Malgré la rapidité avec laquelle on opère, malgré la précaution de prendre le propre liquide cérébro-spinal de l'animal mêmes qui fournit le plexus étudié, il est manifeste que les conditions (température, circulation, respiration, etc.) dans lesquelles on observe les cellules sont loin de représenter celles mêmes dans lesquelles les éléments anatomiques vivent à l'état normal; il résulte de ce fait des *modifications cadavériques* dont nous ne nous méconnaissons nullement l'importance. Nous avons simplement tenté d'observer les cellules dans l'état se rapprochant le plus possible des conditions normales, qu'il nous ait été possible de réaliser expérimentalement, sans nous faire illusion sur les inconvénients de cette manière de faire.

Après avoir obtenu sur la cellule *à peu près normale* les renseignements relatés ci-dessous, renseignements dont nous ne dissimulons pas l'imperfection, nous nous sommes attachés, avant de fixer notre choix parmi les méthodes de fixation, à observer l'action de divers agents fixateurs sur la cellule vivante (chap. I, § 1, *c*, p. 226).

b) *Technique histologique.*

Pour l'élaboration du présent mémoire, nous avons utilisé les réactifs fixateurs suivants :

1° Alcools à 90° et à 100°;

2° Bichromate de potasse;

3° Bichromate de potasse additionné de 5 p. 100 d'acide acétique;

4° Bichromate d'ammoniaque;

5° Sublimé acétique;

6° Liquide de Gilson;

7° Liquide de Perenyi;

8° Liquide de Kupfer;

9° Liquide d'Altmann;

10° Liquide de van Gehuchten;

11° Liquide de Pianese;

12° Liquide de Zenker;

13° Liquide de Lindsay;

14° Liquide de Bouin.

Les huit premiers réactifs nous ont paru sans valeur pour le but spécial que nous nous proposions; les trois suivants (liquides d'Altmann, de van Gehuchten et de Pianese) nous ont fourni des indications intéressantes; mais ce sont les liquides de Zenker, de Lindsay et de Bouin qui nous ont fourni la plupart des préparations décrites dans ces pages.

Les coupes ont toujours été pratiquées après inclusion à la paraffine; l'immersion dans cette dernière substance n'a jamais dépassé 30 minutes, la température de l'étuve étant maintenue entre 48° et 50°.

Le matériel fixé par les liquides d'Altmann et de Pianese a été coloré conformément aux indications de ces auteurs; le matériel fixé par le liquide de Lindsay a été coloré par le rouge magenta ou la safranine dont l'action a été complétée soit par le mélange de Benda, soit par le mélange de Ramon y Cajal.

Dans le cas de plexus traités par les liquides de Zenker et de Bouin, ont été employés comme colorants nucléaires : l'hé-

matoxyline au fer suivant la méthode d'Heidenhain, l'hématoxyline de Delafield, la thionine phéniquée, le bleu de Kühne, le bleu polychrome d'Unna; comme colorants plasmatiques : l'orange G, l'érythrosine, le mélange de Van Gieson.

Mais la méthode qui nous a fourni les meilleurs résultats est la suivante :

1° fixation au liquide de Bouin pendant 2 heures;

2° alcools progressivement renforcés;

3° inclusion à la paraffine (48°-50°) pendant 15 à 30 minutes;

4° coupes au microtome de Minot;

5° coloration à l'hématoxyline au fer suivant Heidenhain et à l'orange G.

Cette technique a été presque constamment mise en œuvre dans toutes nos observations; les autres méthodes n'ont été employées que comme moyens de contrôle ou encore dans des buts spéciaux.

La fixation au liquide de Bouin suivie d'hématoxyline au fer et d'un colorant plasmatique (orange G ou érythrosine) nous a paru conserver plus fidèlement que les autres la forme générale des cellules de revêtement; cependant, elle présente les inconvénients suivants : loin de fixer les cils, elle les déforme, les détruit même et dans les cas les plus favorables ceux-ci sont réduits à de courts moignons méconnaissables; en second lieu, sous son influence la cellule se rétracte légèrement et il en résulte que le contour de la cellule (surtout dans la portion distale) perd de sa régularité et se présente toujours comme une ligne plus ou moins irrégulière; le noyau, enfin, n'est jamais parfaitement fixé; en revanche, le liquide de Lindsay donne des images nucléaires beaucoup plus complètes, mais, dans ce cas, la contraction de la portion distale de la cellule est très accusée : parfois, celle-ci prend même un aspect fripé.

§ 2. — Matériel.

Les présentes recherches ont porté sur les plexus choroïdes des ventricules latéraux (et accessoirement les autres plexus et toiles) des animaux indiqués ci-dessous :

Mammifères : Homme[1], *Cercocebus collaris*, Marsouin, Cobaye, Lapin, Rat, Chien.

Oiseaux : Canard, Pigeon, Autruche.

Reptiles : *Uromastyx*, Couleuvre à collier, *Jacaretinga*, *Testudo*.

Batraciens : Grenouille, Crapaud ordinaire, Salamandre terrestre.

Téléostéens : Congre.

Sélaciens : *Raja bætis*, *Mustelus vulgaris*, *Acanthias vulgaris*.

Un certain nombre de ces animaux ont été étudiés au double point de vue de l'histologie physiologique et de la morphologie; les autres, qui ne nous sont pas parvenus en vie, n'ont pu être utilisés qu'au point de vue anatomique.

CHAPITRE I

Sur la fonction sécrétoire des plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central.

§ 1. — Examen des cellules vivantes.

a). *La cellule.*

Le plexus choroïde du ventricule latéral du Cobaye affecte l'aspect d'une lame frangée, présentant une série d'ondulations, par conséquent non développable. Dans les conditions indiquées précédemment (§ 1, *a*, p. 215), l'ensemble est parcouru par des capillaires qui, pour la plupart, restent gorgés de sang, et mesurent en moyenne 12 μ de diamètre (pl. X, fig. 1).

Déjà, à un grossissement de 190 diamètres, on peut distinguer le contour général des cellules, surtout si on a le soin d'examiner les bords du plexus; mais l'observation n'est réellement fructueuse qu'avec des grossissements puissants (1000 diamètres environ).

1. Par suite des délais imposés pour l'autopsie, les pièces recueillies sont tout au plus utilisables pour l'anatomie microscopique.

Vu de face, le plexus se décompose en une série d'éléments dont les contours sont assez difficiles à délimiter d'une façon précise; les noyaux sont visibles ainsi que les nucléoles, les cils en revanche sont très peu apparents et, n'étaient les mouvements qu'ils communiquent aux corps étrangers (cellules détruites, hématies), peut-être ne soupçonnerait-on pas leur présence.

Mais, si on examine les bords libres du plexus, on se place dans des conditions bien plus favorables; on peut alors distinguer beaucoup plus aisément le noyau, un ou plusieurs nucléoles, les cils et divers faits de structure du cytoplasma.

Toutes les cellules de revêtement des plexus ne présentent pas une constitution identique, et, même si l'examen ne porte que sur un nombre relativement restreint de cellules, on constate des différences sensibles dans la forme de ces dernières. Ces apparences diverses sont, comme nous allons le voir, en étroite corrélation avec la taille des éléments anatomiques.

Les cellules les plus petites (pl. X, fig. 2) qu'on observe mesurent en moyenne 6 μ de hauteur; par leur réunion, elles forment une bande protoplasmique, dans laquelle il n'est guère possible de reconnaître de démarcations cellulaires; c'est à peine si, en quelques rares points, on aperçoit une ligne paraissant correspondre à une limite cellulaire. L'emplacement des cellules n'est indiqué que par le noyau.

Le cytoplasma de ces éléments est finement granuleux et a une structure homogène dans toute sa hauteur; il est limité du côté libre par une sorte de plateau ou de cuticule que **Studnička**[1] (45 et 46) a bien décrit d'après des pièces fixées avec divers réactifs. Cet auteur a même observé dans diverses cellules épendymaires, notamment chez des embryons avancés de *Spinax niger*, une structure réticulée (einen ziemlich grobnetzformigen Bau)[2] mais que nous n'avons pu constater chez le Cobaye

1. Page 370, **45**.
2. Les travaux de **Studnička** (**45** et **46**) sont spécialement consacrés à l'étude de ces formations qui sont en dehors du sujet spécial traité ici; nous y renvoyons le lecteur.

à l'état vivant non plus que sur des pièces fixées. Ce plateau peut atteindre une épaisseur notable et alors il se présente comme une membrane à double contour; parfois aussi, il dessine simplement une ligne réfringente il est, d'ailleurs, remarquablement développé chez les Poissons, comme **Studnička** l'a constaté dans la toile choroïdienne du troisième ventricule de la Lamproie marine, et nous-même dans les plexus de l'encéphale des *Mustelus* et des *Acanthias*, chez lesquels il forme un revêtement continu, épais, réfringent. Chez le *Petromyzon Planeri* [1], **Studnička** a décrit dans le plateau des canalicules ; les uns donnent passage à des cils, les autres restent libres. D'ailleurs, ainsi que le remarque cet auteur, ces aspects diffèrent suivant la technique adoptée, et leur interprétation est des plus délicates : « es ist sehr fraglich, welcher von diesen von einander doch nicht wenig abweichenden Zuständen den wirklichen Verhältnissen entspricht » [2].

Ce plateau donne insertion à des cils et c'est là un fait qui a été bien indiqué, dès 1836, par **Purkinje** et **Valentin**. Peu développés et clairsemés chez le Cobaye, ils atteignent leur maximum chez les Poissons inférieurs; ils existent dans les plexus de tous les Vertébrés et les discussions relativement à leur présence tiennent en grande partie aux méthodes employées pour l'étude des formations épendymaires [3].

A ce stade, le noyau est assez peu distinct; on devine son contour plutôt qu'on le voit réellement; il affecte l'aspect d'une sphère hyaline renfermant un ou plusieurs globules réfringents.

Les cellules de cette dimension et de cet aspect sont toujours peu nombreuses; la majorité des éléments de revêtement des plexus ont, en général, une taille supérieure. A ce point de vue il est impossible de donner des chiffres précis; il existe, à cet égard, une assez grande latitude ; d'ailleurs, comme nous l'avons déjà indiqué, toutes les formes cellulaires, qu'on peut

1. Voyez la figure 2 de la planche XXXVIII-XXXIX, **46**.
2. P. 373, **46**.
3. **Studnička** a très complètement résumé la question dans son mémoire, **46** ; nous avons jugé inutile de revenir sur cette question qui sort du cadre du présent travail.

observer dans les plexus des Animaux normaux (aussi bien que dans ceux des sujets d'expérience), se relient les unes aux autres par des transitions insensibles.

Cependant, on peut admettre, en règle générale, que le plateau perd de son importance et devient de moins en moins visible au fur et à mesure que le cytoplasma s'accroît.

La figure 3 de la planche X représente une de ces cellules. La hauteur de cet élément est déjà sensiblement supérieure à celle de la cellule figurée en 2, et le plateau a déjà perdu de sa netteté; le cytoplasma est plus granuleux et présente une structure presque homogène dans toute sa hauteur.

Au fur et à mesure que la hauteur de la cellule s'accroît, le cytoplasma se différencie en deux zones, basale et distale; la zone basale est fortement granuleuse et renferme le noyau; dans nombre d'éléments, ces granulations sont irrégulièrement ordonnancées en files radiales; chez les animaux jeunes, toutes les granulations cytoplasmiques offrent le même aspect mais, chez les individus âgés, il existe, en outre, des grains de pigment jaune, de couleur très comparable à celle de la lutéo-ovarine. Quant à la portion distale, elle est limitée par une courbe d'une régularité parfaite et elle est composée par une substance claire, homogène, parsemée seulement de quelques granulations, parfois aussi de courts filaments granuleux. Le noyau est presque toujours globuleux; il affecte l'apparence d'une sphère régulière, homogène, à contour net, plus ou moins masquée par les granulations cytoplasmiques et renfermant un, deux ou trois nucléoles.

Les divers éléments qui doivent prendre place dans cette catégorie n'ont qu'un ensemble de caractères qui leur soit commun; ils varient de l'un à l'autre par des détails de structure et de dimension.

Si on passe maintenant à l'examen des plexus d'animaux ayant reçu diverses substances pharmaceutiques[1] (muscarine, éther, théobromine et phosphate trisodique, etc...), on constate que de larges plages sont occupées par des cellules dont les dimen-

1. Voyez chapitre I, § 4, p. 237.

sions sont fréquemment le double de la moyenne. C'est là un fait qui frappe dès l'abord. En second lieu, on remarque que les éléments ainsi modifiés n'affectent pas de localisation systématisée, qu'ils ne sont pas non plus épars mais qu'ils forment des ensembles d'importance variable, reliés les uns aux autres, ainsi qu'aux zones d'aspect normal, par des formes de transition graduelle.

C'est le contraire, qu'on observe dans le rein, ainsi qu'un de nous l'a signalé antérieurement dans le cas de néphrites expérimentales, où les lésions présentent une *systématisation segmentaire*[1].

En outre, il convient d'insister sur ce fait, c'est que les modifications dont l'épithélium de revêtement est le siège consécutivement à l'administration des produits médicamenteux sus-indiqués s'enchaînent avec les aspects offerts par les mêmes éléments prélevés dans les conditions normales, et forment une série continue progressive; on notera, toutefois, qu'à l'état physiologique, certaines cellules, en très petit nombre à la vérité, se distinguent par leur taille considérable.

Dans la plupart des expériences, les cellules les plus volumineuses ne dépassent guère une vingtaine de μ, mais dès que leur hauteur atteint 12 μ, elles ont un aspect caractéristique (fig. 4 et 5, pl. X). Elles présentent une différenciation très nette. La zone basale est formée de granulations irrégulières, présentant toutes sensiblement le même aspect[2] et souvent assez régulièrement ordonnancées en files radiales : elle se distingue nettement par son aspect granuleux et sombre de la zone distale qui est homogène et claire; comme dans les formes précédentes, ici encore le cytoplasma est limité par une courbe parfaitement régulière, sans inégalités ni crochets[3].

Dans les conditions d'observation où nous nous sommes placés (Cobaye, *Mustelus*) notamment, les cellules de revêtement des plexus paraissent, à leurs divers stades, étroitement appliquées les unes contre les autres; notre attention avait été

1. P. 418 et 426, 35.
2. Réserve faite pour les granulations pigmentaires.
3. On verra plus loin que cette disposition est toujours modifiée sur les pièces fixées.

attirée sur ce point par les intéressantes constatations d'Obersteiner, de Renaut et de Studnička, relativement aux cellules épendymaires en général.

Obersteiner, en effet, a montré que, chez la Grenouille, les éléments qui tapissent l'épendyme sont séparés les uns des autres par des espaces libres qu'il considère comme des espaces lymphatiques.

Renaut s'est tout d'abord demandé si ces espaces ne sont pas dus « au retrait des corps des cellules sous l'influence des réactifs coagulants » ; mais on voit ces mêmes espaces dans les pièces fixées par les vapeurs osmiques, par exemple, sur la moelle allongée de l'Ammocœte qui, cependant, est fixée dans sa forme au bout de 10 à 12 minutes, et pour ainsi dire surprise pendant que ses éléments sont encore vivants, puisqu'elle n'est guère plus grosse qu'une tête d'épingle. Les espaces intercellulaires sont donc pendant la vie occupés par un ciment très délicat et semi-liquide, mais qui n'est pas la lymphe, car les réactifs coagulants ne le font pas prendre en caillots » [1].

A l'appui de ces arguments très sérieux, Studnička a fait valoir les considérations suivantes : à son sens, les espaces libres qu'on observe entre les cellules sont trop larges, pour qu'il soit possible d'admettre une contraction du cytoplasma : « Anderswo kann man deutliche sehen, dass die Zellkörper von einer festen Exoplasma umgeben sind, das ebenfalls eine Kontraction nicht zulassen würde. In den Ependymmembranen und überall dort, wo die Wand der Centralnervensystems von einer einzigen Schichte von Zellen gebildet wird.... sind die Intercellularlücken, wenn so da überhaupt vorkommen, nur von einer Flüssigkeit erfüllt und haben die Bedeutung von Lymphraümen ; nur selten sieht man hier und da in ihnen noch einzelne aus dem Epithelverbande ausgetretene Zellen, die die Bedeutung von Neurogliazellen haben [2] ».

Loin de nous la pensée de contester les résultats obtenus par les auteurs précités d'autant que les matériaux d'étude ne sont pas les mêmes ; nous ferons remarquer, toutefois, que nous

1. T. II. p. 330, 40.
2. P. 357-358, 46.

n'avons pas pu constater ces espaces sur les plexus de Cobaye, d'Emissole et d'Aiguillat, examinés à l'état frais, alors que la vie des éléments anatomiques, était encore attestée par les mouvements des cils.

D'autre part, les pièces fixées se comportent très différemment suivant les conditions mêmes de la fixation.

Dans la plupart des plexus qui ont été fixés isolément, les espaces intercellulaires sont toujours très peu nombreux et très peu développés; au contraire, dans les cerveaux d'Emissole et d'Aiguillat fixés *in toto*, les mêmes cellules qui, à l'état vivant, ne laissaient pas voir de vide entre elles, prennent une forme biconique et sont séparées les unes des autres par des espaces énormes[1].

b) *Les globes.*

Lorsqu'on examine des plexus choroïdes dans les conditions indiquées ci-dessus, alors même que les cils continuent à battre, on observe au voisinage des cellules des globes hyalins et on peut même en voir se détacher des cellules elles-mêmes.

La fixation de ces formations est assez délicate et la plupart éclatent sous l'influence des réactifs; cependant dans certaines conditions les coupes colorées renferment celles-ci en assez grand nombre.

Dès 1855, **H. Luschka** (30) signalait ces formations; plus récemment **Findlay** (18) les rattachait à des phénomènes sécrétoires et **Studnička** (46) adoptait, bientôt après, cette conception[2].

Dans notre première note, nous nous rallions à l'opinion de ces auteurs.

Actuellement, de nouvelles observations ne nous permettent plus de soutenir cette opinion, ou tout au moins, elle nous paraît critiquable, à cause des faits suivants :

Si la production des globes était un phénomène normal, dans les conditions où sont placés les plexus, leur formation devrait

1. Ces images présentent une certaine analogie avec la figure 8 des planches XXXVIII-XXXIX du mémoire de **Studnička, 46**.
2. Voyez plus loin, chapitre I, § 3, p. 231-233.

être active surtout au début, et diminuer graduellement; or, l'observation montre qu'il n'en est rien et que le nombre et l'importance des globules ne cesse d'augmenter après l'ablation, pendant un certain laps de temps.

D'ailleurs, l'observation des pièces traitées suivant les procédés usuels de la technique dépose dans le même sens.

Sur les plexus de minime dimension fixés isolément, dans lesquels les villosités sont absentes ou tout au moins peu développées, il est rare d'observer ces formations; au contraire, lorsque les plexus forment une masse touffue, ou encore lorsqu'on fixe *in toto* un encéphale même de petite taille, le nombre et l'importance des globes est toujours bien plus considérable que dans le cas précédent; or ce sont là précisément des conditions qui retardent l'action du fixateur; celui-ci n'agit sur les cellules qu'après avoir traversé l'écorce cérébrale, ce qui exige un certain temps.

Enfin, leur plus grande abondance dans les plexus des animaux ayant reçu diverses substances hypersécrétantes (muscarine, éther, théobromine, etc...) peut s'expliquer de la façon suivante : les cellules modifiées sont plus délicates et comme elles sont en beaucoup plus grand nombre, la proportion des globes est également augmentée.

Par conséquent, nous ne pensons pas que la formation des globules corresponde à un processus physiologique normal; il nous semble plus rationnel de rattacher ce phénomène à une altération cadavérique extrêmement précoce puisqu'elle s'observe chez les plexus dont les cils battent encore activement. Le mécanisme même de la décharge du produit élaboré par la cellule de revêtement du plexus reste donc enveloppé d'obscurités. A ce sujet, on en est encore réduit à des hypothèses.

c) *Action des réactifs.*

Nous croyons inutile de décrire ici en détail les modifications dont les cellules sont le siège lorsqu'elles viennent au contact des réactifs indiqués précédemment (p. 217). Ces alté-

rations ne nous éclairent en rien sur la structure de ces éléments; elles mettent une fois de plus en évidence l'utilité de méthodes convergentes.

D'une façon générale, la plupart des fixateurs employés contractent les éléments, transforment les surfaces régulièrement curvilignes ou rectilignes en surfaces irrégulières, créent des vides intercellulaires, et font apparaître des granulations dans des zones d'aspect homogène à l'état vivant.

Lorsque les réactifs sont appliqués brutalement, on peut provoquer un arrachement de la portion basale de la cellule et un entraînement de celle-ci vers la portion dorsale où elle peut figurer une zone filamenteuse.

§ 2. — Examen des cellules fixées et colorées.

L'examen des coupes traitées suivant les procédés usuels de la technique microscopique permet de retrouver la plupart des faits de structure observés sur les tissus encore vivants; mais ceux-ci sont plus ou moins modifiés; en outre, nombre de détails, à peine perceptibles dans le premier cas, apparaissent avec une netteté plus ou moins grande suivant le réactif employé.

Sur le matériel ainsi traité, on observe une série de formes cellulaires passant insensiblement les unes aux autres, comparables a celles signalées au § 1.

Comme nous l'avons déjà indiqué, c'est la fixation par le liquide de Bouin et la coloration par l'hématoxyline au fer suivant **Heidenhain** et par l'orange G, qui nous a fourni les meilleurs résultats; cependant, indépendamment des inconvénients signalés ci-dessus, cette méthode a un défaut grave : la structure du noyau est imparfaitement mise en évidence; le réseau de linine notamment s'y voit mal. Au contraire la technique (Liquide de Lindsay — Magenta — Benda) donne d'excellentes fixations nucléaires, mais le cytoplasma y est très contracté et même déformé.

Les cellules les plus basses sont caractérisées par la struc-

ture suivante : leur cytoplasma est à peu près uniformément granuleux et il est limité du côté distal par un plateau; sur les pièces fraîches, cette dernière formation présente le plus fréquemment un double contour, que l'action des réactifs, notamment ceux qui renferment de l'acide acétique, rend encore plus manifeste. Les granulations cytoplasmiques fixent intensivement la plupart des colorants plasmatiques; dans la méthode de Pianese (vert malachite — fuchsine acide — jaune Martius — nigrosine), celles-ci se colorent par la fuchsine tandis que les grains de chromatine prennent une teinte verte.

En général, il n'est guère possible à ce stade de reconnaître les limites cellulaires, mais, en quelques points, il existe des fentes paraissant correspondre à des espaces intercellulaires (?). Ceux-ci ne sont bien apparents que sur les cellules qui ont atteint une taille déjà assez élevée.

On retrouve, d'ailleurs, d'une façon générale, la même série de formes cellulaires décrites précédemment d'après les pièces observées à l'état vivant; nous n'insisterons donc pas davantage, et nous nous bornerons à indiquer quelques particularités visibles seulement après l'action des réactifs.

Lorsqu'on examine un plexus de Cobaye prélevé sur un animal normal, fixé par le mélange de Bouin et coloré par l'hématoxyline au fer de Heidenhain et par l'orange G, la plupart des cellules affectent l'aspect figuré au n° 6 de la planche X.

En jetant les yeux, sur cette série de cellules, on constate qu'elles présentent sensiblement le même aspect.

Leur extrémité distale est limitée par un trait réfringent bien coloré; quand au cytoplasma, il est peu ou pas différencié; cependant, dans certaines cellules (cinquième et sixième à partir de la gauche), on voit apparaître des portions claires, premier indice de la différenciation en deux zones. La portion basale est formée d'une accumulation de granulations fuchsinophiles, souvent ordonnancées vaguement en files radiales; les connexions de ces granulations sont difficiles à définir exactement; en certains points, elles paraissent réunies les unes aux autres de façon à figurer un réseau; sans rien préjuger de la

nature intime de ces formations, nous emploierons néanmoins le mot reticulum pour désigner l'aspect qu'affecte dans nos préparations le cytoplasma. Le noyau ne présente rien de particulier. Signalons, toutefois, la présence de un, deux ou même trois nucléoles volumineux.

En dehors de ces formes, les préparations de plexus normaux renferment des cellules où la différenciation en deux zones est beaucoup plus accusée; mais ces images sont surtout abondantes chez les animaux qui ont reçu des substances hypersécrétantes; dans ces conditions, lorsque l'expérience est bien réussie, presque toutes les cellules présentent deux zones bien tranchées. Un coup d'œil, jeté sur les figures 6 et 7, 8 et 9 de la planche X, permettra de se convaincre de ce fait.

La zone basale est discernable même aux faibles grossissements par suite de son affinité pour les colorants plasmatiques. Le noyau qu'elle renferme se présente dans les mêmes conditions que précédemment. La zone distale, au contraire, apparaît comme un espace clair, vide, que nous n'avons pu colorer; dans certains cas, il renferme quelques granulations généralement réunies entre elles (voyez les trois dernières cellules de la figure 9 de la planche X, au point marqué *r*).

Les aspects fournis par les plexus prélevés sur des animaux normaux et ceux prélevés sur des animaux ayant reçu des substances hypersécrétantes se relient les uns aux autres par des transitions insensibles. A l'état normal, quelques cellules normales atteignent des dimensions élevées, mais elles sont exceptionnelles tandis que, chez les animaux ayant reçu une des substances médicamenteuses en question, les éléments hypertrophiés sont les plus nombreux.

Dans la plupart des expériences, la hauteur moyenne est double de la hauteur moyenne des plexus normaux; dans quelques-unes, l'accroissement est encore plus considérable. Dans tous les cas, il est surtout dû au développement de la portion distale.

§ 3. — Remarques sur les phénomènes observés.

Il résulte des observations précédentes (§ 1 et 2) que les cellules des plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central sont le siège de différenciations aboutissant à l'élaboration d'un produit de sécrétion et que la production de ce dernier augmente à la suite de l'administration de diverses substances considérées comme ayant une action sur la sécrétion (muscarine, éthers divers, théobromine et phosphate de soude).

Ce rôle sécrétoire a été soupçonné depuis fort longtemps mais ce n'est que tout récemment que les moyens techniques ont permis la démonstration de cette conception [1].

C'est à **E. Faivre** que revient le mérite d'avoir posé la question sur son véritable terrain; la note préliminaire, présentée par cet auteur à l'Académie des Sciences le 28 août 1853, est décisive : « Les plexus choroïdes, affirme **Faivre**,... ont un rapport intime avec la production du liquide céphalo-rachidien » [2]. Proposition fondamentale qu'il développe, quatre ans plus tard, dans un mémoire étendu (**17**). Après avoir rappelé que, depuis **Willis**, on n'a pas proposé de théorie sur les usages de ces organes, « guidé par des inductions bien légitimes » il croit « devoir avancer que les villosités choroïdiennes président à la sécrétion du liquide céphalo-rachidien. **Haller** et **Magendie** ont bien avancé que ce liquide était produit par la pie-mère, mais ils n'ont pas précisé le lieu de sa production. Ils appuient leur opinion sur ce que, en mettant la pie-mère à découvert chez un animal vivant, il s'en exhale un liquide qui devient encore plus apparent, lorsqu'on a injecté dans les vaisseaux une certaine quantité d'eau tiède. La quantité de liquide céphalo-rachidien, et la facilité avec laquelle il se reproduit, supposent une réaction rapide et abondante, et par conséquent une surface vascu-

1. Déjà on trouve dans les auteurs du XVIIe siècle des indications relatives à cette notion. Nous nous bornons dans ce mémoire à la bibliographie récente, intéressant directement notre sujet. Pour les détails rétrospectifs, voir **Luschka** (**30**), **Cavazzani** (**12**, V) et la thèse de doctorat en médecine que prépare actuellement M. **G. Picard**.
2. P. 427, **16**.

laire très considérable.... Une pareille surface peut produire, comme on le comprend bien, une quantité de liquide céphalo-rachidien en rapport avec celle que l'expérience a fait connaître »[1].

Entre temps (1855), **Hubert Luschka**[2] publie son importante monographie « Die Adergeflechte des menschlichen Gehirnes » ; après avoir rendu un juste hommage à **Faivre**, l'illustre anatomiste s'attache à montrer que le liquide cérébro-spinal ne peut être considéré comme une transsudation mais bien comme un produit de sécrétion : depuis quelque temps déjà, il s'est efforcé d'établir « dass die Cerebrospinalflüssigkeit nicht für eine Transsudat, in engeren Sinne des Wortes, zu halten sei, sondern dass die Adergeflechte des Gehirnes zu ihr im Verhältnisse wahrer Secretionswerkzeuge stehen »[3].

Dans ce but, il consacre tout un chapitre à l'étude histologique des plexus, décrit les cellules de revêtement, les globes, et insiste sur la fragilité des éléments anatomiques.

Les observations, faites en 1897, par **P. Claisse** et **Ch. Lévy** (5) sont à rapprocher des précédentes; en étudiant les plexus choroïdes d'un enfant mort d'hydrocéphalie, ces auteurs ont constaté que ces organes se distinguaient par « une augmentation considérable du nombre des bourgeons. De plus les veines de gros calibre sont légèrement dilatées et gorgées de sang. L'examen microscopique prouve donc que les granulations de cette hydrocéphalie correspondent à une hypertrophie des plexus choroïdes ».

La même année, paraissent trois mémoires importants, qui serrent le problème de plus près :

Tout d'abord, **Kingsbury** (25) signale, chez l'*Amia* et le Lépidostée, la présence de cellules dans lesquelles il retrouve les caractères des éléments sécréteurs. Pour cet auteur, ces cellules servent à l'élaboration du liquide céphalo-rachidien.

Ensuite **Findlay** (18) reprend l'étude de cette question chez

1. P. 88-89, **17**.
2. Dès 1854, **Luschka** avait abordé cette question et pressentait déjà la vérité : « Es wird zu einer Warheit, dass der Bildungvorgang der Cerebrospilnaflüssigkeit in einer chemischen und formellen Umwandlung der Zellen der Adergeflechte besteht », p. 10, **30**.
3. P. 1, **30**.

l'Homme et chez quelques Mammifères; il insiste sur la présence de vacuoles ou globules à l'intérieur du cytoplasma des cellules de revêtement des plexus choroïdes. « Where there are several layers of cells in situ, it may be made out that this vacuolation increases steadily as we pass to the free surface, untill cells are reached entirely transformed into globules and showing no nuclear staining. Beyond this, again, the cells discharge their contents by breaking up, sometimes leaving on empty cell membrane to indicate where they have been. Before the cell actually breaks up the globules may run together to form a single large sphere »[1].

Ces constatations de **Findlay** sont étendues par **Galeotti** (21) à un certain nombre de Vertébrés inférieurs et le problème est étudié avec des moyens perfectionnés.

Tout d'abord, cet auteur, chez le *Mustelus* et chez le *Scyllium*, note à l'intérieur des noyaux des cellules des plexus choroïdes la formation de granulations fuchsinophiles[2], qui émigrent ensuite dans le cytoplasma et qui de là sont déversées dans la cavité ventriculaire. Chez le *Spelerpes fuscus*, toutes les cellules des plexus sont le siège de nombreux processus sécrétoires constatables également chez le Triton crété et le Protée.

Chez l'Hirondelle, **Galeotti** observe de nombreuses gouttellettes hyalines; il assiste à leur sortie hors des cellules et affirme qu'elles représentent un produit de sécrétion. Chez le Lapin, le cytoplasma est riche en granulations dont quelques-unes, plus grosses que les autres, ont une réfringence hyaline. Quelquefois celles-ci forment des amas plus volumineux que le noyau et déforment la cellule rejetant ce dernier vers la base ou dans un coin du corps cellulaire. Les masses hyalines ainsi formées sortent des cellules et se déversent ensuite dans la cavité ventriculaire, en laissant des vacuoles plus ou moins grandes. Les cellules ainsi vacuolisées sont toujours en assez grand nombre, elles ne paraissent d'ailleurs pas se détruire mais au contraire se reconstituer.

1. P. 170. **18**.
2. Visibles seulement sur les pièces colorées par la fuschine acide et le vert de méthyle.

De ses examens étendus à la plupart des classes de Vertébrés, **Galeotti** se croit autorisé à tirer les conclusions suivantes.

« I fatti secretori nelle diverse specie di cellule che constituiscono gli organi epitheliali del diencefalo si verificano secondo tre differente mecanismi, quali si riscontrano tutti anche in moltri altri elementi ghiandolari. 1° Si ha dentro il nucleo la produzione di piccoli granuli che fuoriescono da esso, traversano il citoplasma e in generale si ingrandiscono in questo passagio per l'apposizione di materiali forniti loro dal citoplasma, e escono dalle cellule per la faccia libera di esse. 2° Il nucleolo esce dal nucleo, e, dentro il citoplasma, aumenta di volume e si frammenta, riducendosi in piccole zolle omogenee che vengono pur esse eliminate per la faccia libera delle cellule. 3° Sorgono nel citoplasma piccole goccie jaline, che poi ingrandiscono, tavolta si fondono insieme e fuoriescono delle cellule lasciando larghi vacuoli »[1].

En 1900, enfin, **Studnička** (45 et 46) a derechef abordé indirectement la question, au cours d'importantes recherches plus spécialement relatives à la morphologie des formations épendymaires. Après avoir décrit l'appareil cuticulaire des éléments épendymaires, il attire l'attention sur des aspects spéciaux qu'il a observés chez le *Spinax niger*, la Lamproie, le *Notidanus* et la Chimère.

« Es handelt sich da um das Vorkommen von eigenthümlichen blasenförmigen Bildungen auf der Oberflache der ihrer normalen Flimmer — oder Geisselbedeckung entblössten Ependymzellen ; die betreffende Gebilde haben (*Spinax!*) scharfe, ziemlich färbare Umrisse, die auf das Vorhandsein einer festeren Hülle schliessen lassen und sie besassen einen flüssigen Inhalt, von dem auf den Präparaten jedoch nur spärliche Gerinnungen übrig geblieben sind[2]. Man muss mit Recht annehmen, dass sie im Leben mit einer Flüssigkeit erfüllte blasenförmige gebilde waren. Mit einer gewissen Anstrengung kann man ihre Verbindung mit den Enden der Ependymzellen beo-

1. P. 516, **21**.
2. Voir notamment les figures 7 et 8 de la planche XL-XLI, **46**.

bachten; man findet, dass sie aus demselben auf den Stellen, wo sich ehemals der Flimmer besatz befand, entspringen und dass sie, nachdem sie sich ausgebildet haben, sich von diesem trennen können, sodass sie dann frei auf der Oberfläche des Ependyms liegend oder in grösseren Massen das Innere der Gehirnventrikel erfüllend anzutreffen sind.... Was die Bedeutung dieser Gebilde betrifft, so haben wir es hier mit dem austreten einer Flüssigkeit aus dem Inneren der Ependymzellen in der Form von scharf begrenzten Blasen zu thun »[1].

Ainsi tendait à s'établir progressivement la notion de phénomènes sécrétoires au niveau de l'épithélium des plexus choroïdes du système nerveux, notion que, en 1901, résumait en ces termes le Professeur Obersteiner dans la quatrième édition de son *Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane in gesunden und kranken Zustande* : « Der gesammte Bau der Plexus choroidei erinnert in hoben Grade an den einer umgestülpten Drüse. Es hat den Anschein, als wurden hier die Zellen des Neuroepithels, statt Nervensubstanz zu bilden, gleichsam zu Drüsenzellen geworden sein, bestimmt, den Liquor cerebro-spinalis zu secerniren. Zu dieser Anschaung sind wir umsomehr berechtigt, als diese Flüssigkeit ihrer chemischen Constitution nach keineswegs als seröses Transsudat aufgefasst werden darf, sondern ein specifisches Fluidum darstellt. Geformte Bestandtheile finden sich nur wenige in der Cerebrospinalflüssigkeit. Man hat übrigens Secretionserscheinungen sowohl an diesen Zellen wie an den Ependymzellen der Ventrikel auch direct unter dem Mikroskope beobachtet »[2].

Ces phénomènes sécrétoires n'avaient été observés, en quelque sorte, que d'une façon fragmentaire.

En poursuivant systématiquement des recherches sur un nombre assez élevé d'animaux, appartenant à diverses classes de Vertébrés, nous avons établi la généralité de ces processus et par l'administration aux sujets d'expérience de substances douées d'une action hypersécrétante, nous sommes parvenus à

1. P. 393, 46.
2. P. 652, 31.

faire varier l'activité de ces organes; certains éthers, la muscarine, la théobromine associée au phosphate tribasique de soude, notamment, nous ont permis, pour ainsi dire, de gouverner expérimentalement la fonction sécrétoire des plexus choroïdes du système nerveux central.

Il convient d'ailleurs de rappeler que les recherches effectuées antérieurement, suivant la méthode strictement physiologique, à l'Institut de Ferrare avaient progressivement limité le problème.

Cavazzani, le premier, en établissant la non-activité des lymphagogues (peptone, glucose) sur la production du liquide céphalo-rachidien, montrait qu'il était difficile d'admettre l'opinion suivant laquelle le liquide cérébro-spinal se formerait par filtration simple à travers l'endothélium des capillaires et l'arachnoïde et que, vraisemblablement, ce produit devait être considéré comme une véritable sécrétion, probablement localisée dans les éléments épithéliaux.

Cappelletti, ensuite, dans le même Institut de Ferrare, fit faire un pas nouveau à la question en étudiant au moyen de la fistule céphalo-rachidienne de Cavazzani les conditions d'écoulement du liquide céphalo-rachidien dans les conditions normales et sous l'influence de divers médicaments. Il constata que cet écoulement, à l'état normal, a lieu d'une manière régulière, continue et uniforme dans l'unité de temps à condition que cette unité de temps soit d'environ une heure, et d'autre part que, sous influence de l'éther éthylique et de la pilocarpine, il se produit une accélération dans l'écoulement; par contre, l'atropine et l'hyocyasmine retardent considérablement l'écoulement, jusqu'à le suspendre.

« Cette diversité d'action, fait observer Cappelletti, pourrait être due à la différente influence vaso-motrice de ces substances (vaso-dilatatrice pour l'éther, la pilocarpine, le nitrite d'amyle; vaso-constrictive pour l'atropine et l'hyocyasmine), à la suite de laquelle il s'établirait une augmentation ou une diminution de la pression subarachnoïdienne; d'où une augmentation ou une diminution dans l'écoulement du liquide. Tout se réduirait alors à un phénomène purement mécanique. On ne peut cependant oublier que quelques-unes de ces substances — la pilocarpine

et l'atropine spécialement — à l'action vaso-motrice en ajoutent une autre plus intense et plus sûre, l'action sur le cours des sécrétions [1] et que l'influence sur l'écoulement du liquide, exercée par l'éther, doué d'une action spécialement vaso-motrice, est, par quelques caractères, différente de celle de la pilocarpine douée d'une action spécialement excitante des sécrétions. Et, sans vouloir donner une importance spéciale à cette question pour interpréter nos expériences, nous en prenons note, car elle peut, si on venait à lui attribuer une valeur positive, représenter un acheminement vers la solution du problème qui fatigue encore les physiologistes à savoir : si le liquide cérébro-spinal *représente* une simple transsudation ou une sécrétion [2]. »

Or, la constatation des modifications dont les cellules de revêtement des plexus sont le siège consécutivement à l'administration d'éther ordinaire, d'éther de Kay, de muscarine, de théobromine et de phosphate de soude constitue la réponse à la question posée par **Cappelletti** : partant la démonstration expérimentale de la nature glandulaire de l'épithélium de revêtement des plexus choroïdes.

Il s'en faut cependant que la question qui nous occupe ici soit résolue complètement.

Tout d'abord, le mécanisme même de la sécrétion est loin d'être élucidé; les descriptions histologiques si précises de **Galeotti** n'ont pas été vérifiées par d'autres observateurs, et, d'autre part, le mécanisme de décharge du produit de sécrétion est encore enveloppé d'obscurité.

A ce propos on remarquera que presque tous les auteurs qui se sont occupés de la sécrétion des plexus se rallient à la théorie vésiculaire, le mode de formation varie, mais au fond on invoque une évacuation directe des produits, une élimination partielle du cytoplasma cellulaire. Ce n'est pas ici le lieu de passer en revue les arguments pour ou contre la théorie vésiculaire de la sécrétion; nous nous bornerons simplement à

1. On remarquera que la dissociation des deux actions n'est pas toujours facile, car les modalités dans la fonction sécrétoire d'un organe donné sont en rapport étroit avec sa vascularisation.
2. P. 302, 4.

rappeler ici les trois ordres de faits qui nous paraissent, en l'occurence inconciliables avec cette thèse.

1° Les globes augmentent de nombre avec le temps, dans les tissus encore vivants, détachés de l'animal et conservés dans leur propre liquide céphalo-rachidien.

2° Les globes sont plus nombreux sur les coupes, lorsque la pénétration du liquide fixateur a exigé un certain laps de temps que dans le cas d'une fixation rapide.

3° Les globes présentent d'étroites analogies avec les gouttelettes sarcodiques incontestables, telles qu'on les observe notamment dans la thyroïde et dans les vaisseaux.

§ 4. — Expériences.

Les descriptions, qui font l'objet des § 1 et 2 du chapitre I, sont basées sur l'examen :

1° de plexus normaux ;

2° de plexus d'animaux ayant reçu certaines substances médicamenteuses ou simplement chimiques.

Tous ces plexus proviennent des animaux dont la liste est donnée page 219 ; ceux-ci ont été étudiés suivant les techniques exposées au § 1 : méthodes de recherches, pages 215-218.

Les substances expérimentées sont les suivantes :

a) Muscarine ;
b) Pilocarpine ;
c) Éther ordinaire ;
d) Éther de Kay ;
e) Théobromine et phosphate tribasique ;
f) Sérum artificiel ;
g) Urée ;
h) Iodure de potassium ;
i) Toxine diphtérique ;
j) Atropine ;
k) Aconitine.

a) Muscarine.

Nous nous sommes servi de muscarine artificielle provenant de la maison Grübler; celle-ci a été administrée en solution aqueuse par voie d'injection sous-cutanée.

Expérience I. — Chien ♀. 15 avril 1901.

A 4 heures 15 et à 5 heures, injections sous-cutanées de 5 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000.

Salivation, pleurs. Tué par le gaz d'éclairage [1] à 5 heures 15. Prélèvement des plexus, alors que le cœur battait encore.

Presque toutes les cellules présentent un accroissement notable; les cellules à plateau sont en faible minorité.

En outre, on observe un assez grand nombre d'éléments réduits à un noyau et à une mince bande de protoplasma granuleux; l'épaisseur de cette dernière peut ne pas dépasser 2-3 μ. La partie distale fait défaut.

Dans les culs-de-sacs, il existe des gouttelettes sarcodiques dont la nature artificielle est évidente.

Expérience II. — Chien ♂ de forte taille. 25 avril 1901.

L'animal étant d'un maniement difficile, anesthésie par le chloral en injections sous-cutanées : 8 grammes sont injectés en deux fois, à 2 heures 20 et à 2 heures 45.

A 2 heures 30 et à 2 heures 55, injections sous-cutanées de 10 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000. Mort par section du bulbe à 3 heures 20, prélèvement aussi rapide que possible des plexus.

Sur des étendues considérables, l'épithélium est modifié. Le plateau a disparu et la portion basale granuleuse est surmontée par une haute vésicule hyaline. En certains points, au-dessus de cellules de dimensions moyennes, non différenciées nettement en deux zones, il existe des gouttelettes sarcodiques dues aux réactifs; celles-ci sont surtout nombreuses dans les replis de la membrane. En outre, il existe des régions où les cellules sont réduites à la portion basale et au noyau.

Expérience III. — Lapin ♂. Poids = 1 625 grammes. 27 juin 1901.

Établissement d'une fistule au niveau de la membrane atlanto-occipitale. Immédiatement après, injections sous-cutanées de 3 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000, à 2 heures 48 et à 3 heures 42; l'animal a peu larmoyé et peu salivé.

Les modifications cellulaires sont peu accusées, légèrement supérieures aux limites physiologiques mais manifestement inférieures à certaines expériences où les animaux ont reçu simplement la substance médicamenteuse.

1. Le gaz d'éclairage n'est peut-être pas complètement dénué d'action sur l'épithélium des plexus.

EXPÉRIENCE IV. — Lapin ♂. Poids = 3 510 grammes. 5 juillet 1901.

A 9 heures 12 et à 10 heures, injections intramusculaires de 5 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000.

Section du bulbe et prélèvement des plexus à 10 heures 30.

Les modifications dont les cellules épithéliales sont le siège sont peu accusées. La hauteur des cellules n'est que légèrement supérieure à la normale.

Beaucoup de cellules de taille moyenne présentent l'aspect suivant : le cytoplasma granuleux s'est rétracté et s'est condensé contre la limite distale, entrainant avec lui dans son mouvement le noyau. A la base il existe un vide.

EXPÉRIENCE V. — Lapin ♂. Poids = 2 353 grammes. 12 juillet 1901.

Établissement d'une fistule qui ne donne qu'une faible quantité de liquide céphalo-rachidien. Immédiatement après, 2 heures 56, injection sous-cutanée de 3 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000. Mort par section du bulbe et prélèvement des plexus à 4 heures.

Dans leur ensemble, les modifications structurales de l'épithélium de revêtement ont une intensité moyenne.

EXPÉRIENCE VI. — Cobaye ♂. Poids = 525 grammes. 26 avril 1901.

A 10 heures, injection sous-cutanée de 5 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000. Quelques minutes après, larmoiement, jetage, salivation. Mort à 10 heures 16. Prélèvement immédiat des plexus.

Les modifications sont trop peu accusées pour qu'il soit possible de les attribuer à l'action de la muscarine. En tous cas, elles ne dépassent pas la limite des variations physiologiques, dans les conditions normales.

EXPÉRIENCE VII. — Cobaye ♂. Poids = 172 grammes. 22 juin 1901.

A 9 heures 6, à 9 heures 39 et à 10 heures 15, injections sous-cutanées de 1 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000. Salivation, larmes, diarrhée.

Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures.

Les modifications des cellules de revêtement sont peu accusées, à peine plus accusées que les variations physiologiques dans les conditions normales.

EXPÉRIENCE VIII. — Cobaye ♂. Poids = 315 grammes. 16 avril 1902.

A 9 heures et à 10 heures, injections sous-cutanées de 2 cc. de la solution de muscarine à 1/1000. Section du cou à 10 heures 15 et prélèvement immédiat des plexus.

A peu près la moitié des cellules de revêtement sont modifiées ; mais l'accroissement de hauteur du cytoplasma n'est pas très accusé.

EXPÉRIENCE IX. — Cobaye ♀. Poids = 392 grammes. 3 juin 1902.

A 2 heures 10 et à 2 heures 30, injections sous-cutanées de 1 cc. de la solution de muscarine à 1/500.

Section du cou et prélèvement des plexus à 2 heures 45.

Presque toutes les cellules sont modifiées ; la différenciation en deux zones granuleuse (basale) et hyaline (distale) est des plus manifestes ; la hauteur d'un certain nombre d'éléments dépasse le double de la dimension normale ; la plupart des autres ont doublé de volume.

Expérience X. — Cobaye ♂. Poids = 453 grammes. 17 avril 1902.

A 9 heures 30 et à 10 heures, injections sous-cutanées de 2 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000. Section du cou à 10 heures, et prélèvement immédiat des plexus.

La majeure partie des cellules présente un accroissement manifeste de hauteur, atteignant fréquemment, parfois même dépassant le double de la hauteur normale.

Expérience XI. — *Mustelus vulgaris* ♀, mesurant 82 centimètres de longueur. 5 août 1901. L'animal nous parvient encore vivant, mais déjà très souffrant.

A 8 heures 10 et à 9 heures 10, injections sous-cutanées de 3 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000. Prélèvement des plexus à 9 heures 40, sur l'animal vivant. L'examen histologique n'a pas révélé de modifications de l'épithélium de revêtement des plexus.

Expérience XII. — *Raja batis*, ♂, mesurant 40 centimètres de longueur. 13 août 1902.

A 8 heures 16 et à 9 heures 16, injections sous-cutanées de 1 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000. Prélèvement des plexus à 9 heures, sur l'animal vivant. L'examen histologique n'a pas révélé de modifications de l'épithélium de revêtement des plexus.

Expérience XIII. — *Mustelus vulgaris* ♀, mesurant 28 centimètres de longueur. 7 août 1901.

A 3 heures 34 et à 3 heures 52, injections sous-cutanées de 0,5 cc. d'une solution de muscarine à 1/1000, et à 4 heures 2, injection de 1 cc. de la même solution. Les plexus sont prélevés sur l'animal vivant à 4 heures 34.

Certains points présentent des modifications structurales accusées; le plateau n'est plus visible et la cellule se divise nettement en deux portions : une portion basale granuleuse renfermant le noyau, intensivement teintée par les colorants plasmatiques; une portion distale hyaline. La hauteur des éléments ainsi modifiés atteint fréquemment le double de la dimension normale; parfois même, elle atteint une valeur supérieure.

b) *Pilocarpine.*

Expérience XIV. — Chien ♂. 15 avril 1901.

A 2 heures 5, injection sous-cutanée de 5 cc. d'une solution de nitrate de pilocarpine à 1/50. Salivation, larmes, diarrhée. Tué par le gaz d'éclairage. Prélèvement des plexus à 2 heures 40, le cœur battait encore.

Un certain nombre de cellules présentent un accroissement de hauteur, mais celui-ci est toujours faible (au maximum quelques μ).

c) *Éther ordinaire.*

Nous nous sommes servis d'éther anesthésique soit en inhalations, soit en injections sous-cutanées.

Expérience XV. — Cobaye ♀. Poids = 322 grammes. 24 juillet 1902.

De 10 heures 5 à 11 heures, l'animal est maintenu dans une atmosphère chargée de vapeurs d'éther. Anesthésie légère.

A 11 heures, injection sous-cutanée de 1 cc. d'éther. Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures 10.

La différenciation en deux zones basale et distale est très accusée dans le plus grand nombre des cellules. La hauteur totale de l'élément est souvent supérieure au double des dimensions normales.

Expérience XVI. — Cobaye ♂. Poids = 341 grammes. 25 juillet 1901.

De 9 heures 30 à 10 heures 25, l'animal est maintenu dans une atmosphère chargée de vapeurs d'éther anesthésique. Anesthésie légère.

A 10 heures 25, injection sous-cutanée de 1 cc. d'éther anesthésique.

Section du cou et prélèvement des plexus à 10 heures 30.

La majeure partie des cellules sont modifiées; les éléments, dont la hauteur est au plus égale à 15 μ, sont en très faible minorité. Presque tous présentent un accroissement de volume en général supérieur, au double des dimensions moyennes. La différenciation en deux zones basale et distale est ici extrêmement accusée.

Expérience XVII. — *Mustelus vulgaris* ♀, mesurant 71 centimètres de longueur. 15 août 1902.

A 9 heures 40, injection sous-cutanée de 2 cc. d'éther anesthésique. A 9 heures 10 et à 10 heures 40, injection de 1 cc. et à 11 heures injection de 2 cc. Jusqu'à ce moment, l'animal n'avait été que très légèrement anesthésié; à la suite de la dernière injection, l'anesthésie devient de plus en plus profonde; le réflexe cornéen disparaît à 11 heures 10.

Prélèvement des plexus, à 11 heures 25, sur l'animal profondément anesthésié.

Un petit nombre de cellules seulement sont modifiées. Leur hauteur est le double au moins de la normale et la différenciation en deux zones respectivement granuleuse et hyaline est manifeste.

Expérience XVIII. — *Mustelus vulgaris* ♀, mesurant 24 centimètres de longueur. 7 août 1901.

A 4 heures 50, injection sous-cutanée de 0,3 cc. d'éther anesthésique. Cinq minutes après, l'animal est légèrement anesthésié; le réflexe cornéen subsiste jusqu'à 5 heures 5. A 5 heures 10 l'animal ne réagit plus. Les plexus sont prélevés et fixés immédiatement. A l'ouverture du corps, le cœur bat encore.

Certaines cellules présentent un léger accroissement de leur hauteur, quelques μ au maximum. Le plateau, dans ces éléments, est moins réfringent, mais plus large.

d) Éther de Kay.

En raison des relations chimiques qui unissent l'un à l'autre l'éther ordinaire et l'éther de Kay, nous avons pensé qu'il

serait intéressant d'examiner comparativement leur action sur l'épithélium des plexus.

Expérience XIX. — Cobaye ♂. Poids = 210 grammes. 9 octobre 1901.

A 9 heures et à 9 heures 10, injections sous-cutanées de 5 cc. d'éther de Kay. Anesthésie profonde.

Section du cou et prélèvement des plexus à 9 heures 45.

Presque toutes les cellules sont accrues de hauteur : celle-ci, variable suivant les régions envisagées, peut atteindre pour certains éléments le triple de la dimension normale. La portion distale hyaline représente la majeure partie de la cellule (les 3/4 environ).

Expérience XX. — Cobaye ♂. Poids = 290 grammes. 9 octobre 1901.

De 10 heures à 11 heures, l'animal est maintenu dans une atmosphère saturée d'éther de Kay. Anesthésie légère.

A 11 heures, injection sous-cutanée de 1 cc. d'éther. Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures 5.

Plus de la moitié des cellules sont accrues de volume, au maximum le double des dimensions normales. La différenciation en deux zones est bien accusée.

Expérience XXI. — Pigeon. 2 octobre 1901.

A 2 heures 58, injection sous-cutanée de 1 cc. à l'éther de Kay. A 10 heures 12, injection sous-cutanée de 5 cc. L'animal est assez profondément anesthésié. Larmoiement. Section du cou et prélèvement des plexus à 10 heures 28.

Léger accroissement de hauteur des cellules.

e) Théobromine et phosphate tribasique de soude.

Certains faits de structure nous ont conduits à essayer l'action des diurétiques sur les éléments épithéliaux des plexus; en raison de ses propriétés spéciales, nous avons choisi la théobromine; mais, par suite de son insolubilité dans l'eau, il était impossible d'administrer cette substance à l'état de pureté; nous avons dû l'associer suivant la recommandation de Brissemoret, au phosphate trisodique; la solution employée était la suivante :

Théobromine..................	1 gr.
Phosphate tribasique de soude..	4 gr. 22
Eau distillée..................	100 gr.

Expérience XXII. — Cobaye ♀. Poids = 390 grammes. 25 octobre 1902.

A 2 heures 30, injection sous-cutanée de 1 cc. du mélange théobro-

mine-phosphate trisodique. Larmoiement, diarrhée, urine. État comateux de 3-4 heures. Section du cou et prélèvement des plexus à 5 heures.

Pas de modifications.

Expérience XXIII. — Cobaye ♀ gravide. Poids = 412 grammes. 26 octobre 1901.

A 9 heures 37, injection sous-cutanée de 20 cc. du mélange théobromine-phosphate trisodique. Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures 15.

Un très petit nombre de cellules sont modifiées; leur hauteur n'est, dans tous les cas, que légèrement supérieure à la normale.

Expérience XXIV. — Cobaye ♂. Poids = 330 grammes. 17 octobre 1901.

A 10 heures, injection sous-cutanée de 10 cc. du mélange théobromine-phosphate trisodique. Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures 30.

Un certain nombre d'éléments (le 1/3 environ) présentent un léger accroissement de volume et une différenciation assez accusée en deux zones granuleuse (basale) et hyaline (distale).

Expérience XXV. — Cobaye ♂. Poids = 293 grammes. 8 octobre 1901.

A 9 heures 30, injection sous-cutanée de 10 cc. de la solution théobromine-phosphate.

Section du cou et prélèvement des plexus à 10 heures 15.

La moitié au moins des cellules de revêtement a une hauteur en général égale au double de la normale; les éléments, ainsi modifiés, présentent deux zones nettement différenciées.

Expérience XXVI. — Cobaye ♂. Poids = 260 grammes. 20 octobre 1901.

A 9 heures 30, injection sous-cutanée de 1 cc. du mélange théobromine-phosphate trisodique.

Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures 10.

La plupart des éléments épithéliaux sont modifiés. Leur hauteur est en général voisine du triple de la normale; la différenciation en deux zones granuleuse (basale) et hyaline (distale) est également très accusée.

Expérience XXVII. — *Mustelus vulgaris* ♀, mesurant 86 centimètres de longueur. 15 août 1902.

L'animal nous parvient encore vivant mais très souffrant.

A 3 heures 20 et à 4 heures 20, injections sous-cutanées de 5 cc. du mélange théobromine-phosphate trisodique. A 5 heures 20, injection de 10 cc. L'animal n'a cessé de flotter, presque sans mouvements, sur le côté. A 6 heures, prélèvement des plexus. Le cœur battait encore.

A l'examen microscopique, aucune modification des cellules épithéliales n'est constatable.

D'autre part, nous avons expérimenté comparativement avec une solution beaucoup plus forte de phosphate trisodique :

Expérience XXVIII. — Cobaye ♂. Poids = 260 grammes. 21 octobre 1901.

A 9 heures 33, injection sous-cutanée de 10 cc. d'une solution de phosphate trisodique à 5 p. 100.

Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures 5.

Un petit nombre seulement de cellules sont modifiées; et l'accroissement de volume, d'ailleurs, est toujours assez faible.

Expérience XXIX. — Cobaye ♀. Poids = 382 grammes. 6 novembre 1901.

A 2 heures 25, injection sous-cutanée de 5 cc. d'une solution de phosphate trisodique à 5 p. 100.

Section du cou et prélèvement des plexus à 3 heures 10.

Un certain nombre (1/3) environ des cellules de revêtement présentent un accroissement de hauteur n'atteignant pas le double des dimensions normales.

f) Sérum artificiel.

Dans le même ordre d'idées, nous avons essayé l'action du sérum artificiel.

Expérience XXX. — Chien ♂. 15 avril 1901.

A 2 heures 30 et à 2 heures 50, injections sous-cutanées de 550 cc. de sérum artificiel. Section du bulbe à 3 heures 30 et prélèvement immédiat des plexus.

La majeure partie des cellules de revêtement sont modifiées et leur hauteur est en général le double de la normale ; la différenciation en deux zones, basale et distale, est bien accusée.

En outre, en certains points, les cellules sont réduites à la portion basale et au noyau : toute la partie supérieure semble abrasée.

Nous extrayons ensuite, de notre cahier d'observations, les expériences suivantes, que nous n'avons pas continuées, en raison des résultats négatifs ou douteux obtenus.

g) Urée.

Expérience XXXI. — Cobaye ♀. Poids = 530 grammes. 23-24 août 1901.

23 août, à 5 heures, injection sous-cutanée de 2,40 grammes d'urée en dissolution dans 1 cc. d'eau.

24 août, à 2 heures 30, injection sous-cutanée de 4,80 grammes d'urée en dissolution dans 6 cc. d'eau.

Section du cou et prélèvement des plexus à 5 heures.

Pas de modifications.

h) Iodure de potassium.

Expérience XXXII. — Cobaye ♀. 30 août 1901.

A 3 heures 15, injection sous-cutanée de 2,50 grammes d'iodure de potassium. Larmoiement léger. Parésie du train postérieur. Section du cou et prélèvement des plexus à 4 heures 45. (Congestion intense.)

Pas de modifications manifestes. Peut-être y a-t-il une légère hypersécrétion.

i) Toxine diphtérique.

Expérience XXXIII. — Cobaye ♀. Poids = 440 grammes. 3-14 août 1901.

Les 3 et 5 août, injections sous-cutanées de 1 cc. de toxine dipthérique à 1/1000. Le 6, injection de 2 cc. Le 9 et le 10, injections de 1 cc. à 1/250. Le 12, injection de 2 cc. Le 13, injection de 1 cc. à 1/25. Le 14, l'animal meurt entre 2 heures 30 et 3 heures. Prélèvement des plexus sur l'animal encore chaud. Pas de modifications significatives.

j) Atropine.

Expérience. — XXXIV. Cobaye ♀. 29 août 1901.

A 2 heures 30, injection de 5 cc. d'une solution d'atropine à 1/1000. A 3 heures 10 et à 4 heures, injections de 1 cc. Section du cou et prélèvement des plexus à 5 heures 15.

Un petit nombre de cellules présentent une différenciation nette en deux zones, basale et distale, mais celle-ci reste comprise dans les limites physiologiques.

Expérience XXXV. — Cobaye ♀. Poids = 155 grammes.

A 9 heures 20, injection sous-cutanée de 2 cc. d'une solution d'atropine à 1/1000. A 9 heures 40, injection de 4 cc. Larmoiement léger. Section du cou et prélèvement des plexus à 11 heures 5.

La plupart des cellules présentent une différenciation modérément accusée en deux zones; mais ces modifications restent dans la limite des variations physiologiques.

k) Aconitine.

Expérience XXXVI. — Rat d'égout ♀. Poids = 135 grammes. 26 avril 1901.

A 2 heures 30, injection sous-cutanée de 0,0003 gramme d'aconitine cristallisée. Dilatation pupillaire. Hoquets. Trismus. Contractions tétaniques. Mort à 3 heures 2. Prélèvement immédiat des plexus.

Pas de modifications.

CHAPITRE II

Sur la morphologie des plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central.

§ 1. — Examen de quelques formes de plexus choroïdes des ventricules latéraux.

Chez les Mammifères et les Oiseaux, les plexus choroïdes des ventricules latéraux présentent, au point de vue morphologique, des analogies assez étroites. Ce sont, en tous cas, des appareils de structure simple, comprenant un épithélium sécrétant périphérique, un stroma conjonctif peu abondant et un réseau vasculaire remarquablement développé.

Certains Mammifères, ainsi que certains Oiseaux, ont des plexus formés d'une lame ténue; tel est le cas du Cobaye, de la Souris, du Rat, du Mouton, etc....

Chez d'autres, au contraire, la surface de la lame plexo-choroïdienne se hérisse de villosités en nombre variable. Peu abondantes chez la Poule, le Canard, le Pigeon, lâches et diffuses chez le Porc, elles prennent un développement considérable chez le Cheval, le Bœuf[1] et surtout chez le Marsouin où cette formation offre un aspect moussu. Chez l'Homme, les plexus choroïdes des ventricules latéraux auraient, d'après **Imamura** (23), une structure qui participerait à la fois des deux types décrits précédemment; ils se composeraient, en effet, de deux portions : une portion lisse et une portion villeuse.

Toutes ces formes, d'ailleurs, se relient les unes aux autres par des transitions insensibles, de telle sorte qu'elles ne diffèrent entre elles que par des points de détail, des degrés de développement. Aussi pourrait-on considérer le développement des villosités comme un moyen d'accroître la surface sécrétante, qui,

1. D'après **Faivre** (17).

chez l'Homme adulte, atteindrait, d'après **Faivre**, pour les deux organes 1,12 mq [1].

Nous ne nous attarderons pas dans ces pages à décrire les plexus choroïdes d'un grand nombre d'animaux, il nous suffira de signaler simplement quelques-unes des formes les plus caractéristiques que nous ayons eu l'occasion d'observer.

A ce titre, certains Reptiles méritent de retenir notre attention, et parmi ces derniers nous prendrons comme type de description un Crocodilien, le *Jacaretinga latirostris* [2].

Chez cet Animal, la cavité des ventricules latéraux n'est pas très développée et, pour pouvoir examiner commodément celle-ci, il est nécessaire, après en avoir enlevé la voûte, de réséquer une portion notable de sa paroi latéro-externe.

La figure 1 a été exécutée d'après une pièce ainsi préparée.

Le trou de Monro est à peu près complètement obturé par une masse villeuse (*pl. 1*); au voisinage de celle-ci, émergent six à huit languettes rameuses (*pl. 2*, *pl. 3*) mesurant en moyenne cinq millimètres et renfermant à leur base de gros vaisseaux perceptibles à l'œil nu.

Pour acquérir une notion exacte sur la forme de ces languettes il est nécessaire de les examiner à un grossissement de 15 à 20 fois. Dans ces conditions (fig. 2), on constate que chacune de ces formations comprend une tige (*t*) qui s'épanouit progressivement de façon à former une sorte de feuille finement découpée (*e*); l'ensemble affecte l'apparence d'une efflorescence. On retrouve, d'ailleurs, dans les villosités des Crocodiliens, les mêmes éléments que dans les plexus des Mammifères : épithé-

1. Nous citons ce chiffre pour mémoire, sans nous faire illusion sur son exactitude; **Faivre** l'établit de la façon suivante : « Les plexus des ventricules latéraux ont en moyenne 7 centimètres de long sur 2 de large, et par conséquent une surface de 14 centimètres. Supposons seulement sur chaque surface de 1 centimètre carré quarante villosités, et assignons à chacune d'elles une surface de 1 millimètre carré (nos évaluations sont bien au-dessous de la réalité), nous aurons déjà sur 1 centimètre carré une multiplication de surface de 40 millimètres ou 4 centimètres. Nous aurons donc une surface des plexus choroïdes rendue quatre fois plus grande; et ainsi, la surface totale des deux plexus, au lieu d'être de 28 centimètres, aura 1 mètre 12 centimètres » (p. 89, **17**).

2. Nous adressons nos remerciements à M. le Professeur **Vaillant** pour les deux Crocodiliens qu'il a bien voulu mettre à notre disposition, ainsi qu'à M. le Professeur **Oustalet** pour les Autruches dont nous lui sommes redevables.

lium sécrétant, stroma conjonctif peu développé, réseau vasculaire très abondant.

Ces mêmes dispositions générales se retrouvent chez la Tortue, ainsi que Faivre (17) l'a indiqué autrefois.

L'examen des mêmes organes des Batraciens et des Téléo-

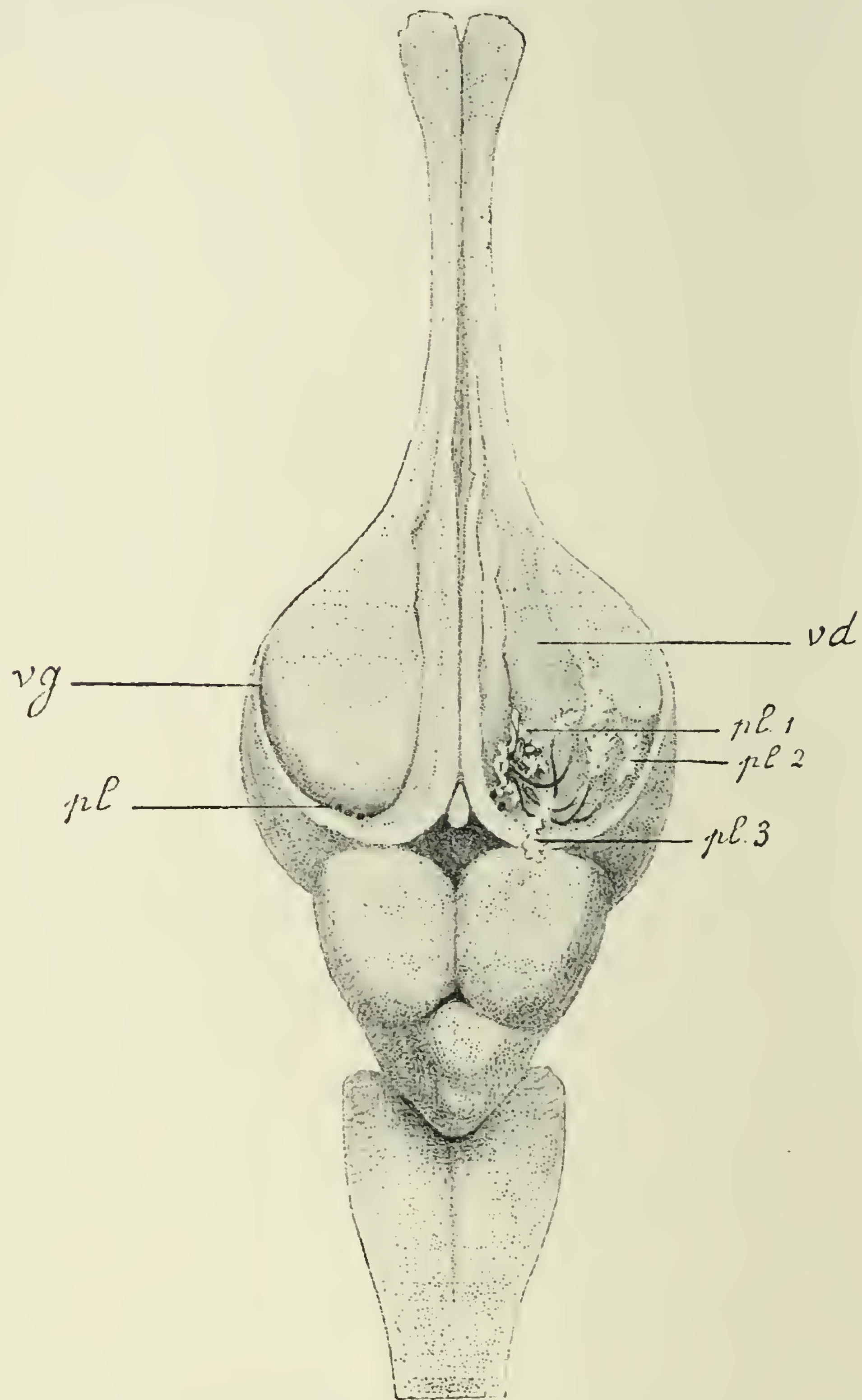


Fig. 1. — Cerveau et moelle de *Jacaretinga latirostris*, grossi 2 fois. — La voûte du ventricule gauche, *vg*, est abrasée et on aperçoit la section de quatre villosités plexo-choroïdiennes, *pl*. Une portion notable de la paroi latéro-externe du ventricule droit, *vd*, est réséquée de façon à mettre en évidence les plexus qui émergent du trou de Monro ; parmi ceux-ci, les uns formant une masse mamelonnée, $pl._1$; les autres sont longuement pédiculés, $pl._2$ $pl._3$.

stéens ne nous a pas révélé de formes spécialement intéressantes à notre point de vue ; en revanche, les plexus choroïdes des ven-

triculles latéraux des Sélaciens réalisent des dispositions particulièrement instructives.

Lorsqu'avec une gouge, on a fait sauter le plafond de la calotte cranienne d'un Sélacien, en particulier d'une Emissolle ou d'un Aiguillat, on ne peut manquer d'être frappé par la disproportion qui existe entre l'encéphale et la cavité qui renferme ce dernier : l'énorme espace, demeuré ainsi libre, est rempli de liquide céphalo-rachidien, en quantité telle que, chez des spécimens de taille moyenne, il est toujours possible d'en recueillir avec une pipette plusieurs centimètres cubes.

A ce propos, il convient de signaler le développement considérable qu'affectent chez ces animaux les divers plexus de l'encéphale.



Fig. 2. — Une villosité pédiculée de *Jacaretinga latirostris*, grossie 15 fois. — *t*, tige ; — *e*, efflorescence.

La figure 3 met nettement en évidence, chez l'Emissolle, l'importance des plexus du quatrième ventricule (*pl*) ; comme on peut aisément s'en convaincre, en jetant les regards sur ce dessin, les deux

plexus forment de chaque côté du névraxe de volumineux sacs, sur lesquels se ramifient de très nombreux vaisseaux ; chez l'animal vivant, ces formations baignent de toutes parts dans le liquide cérébro-spinal et ont un aspect turgide qui, sur les pièces préparées, disparaît partiellement, quelles que soient les précautions prises, par suite de la rétraction des tissus. Dans leurs lignes générales, ces dispositions se retrouvent chez un certain nombre d'autres Squalides.

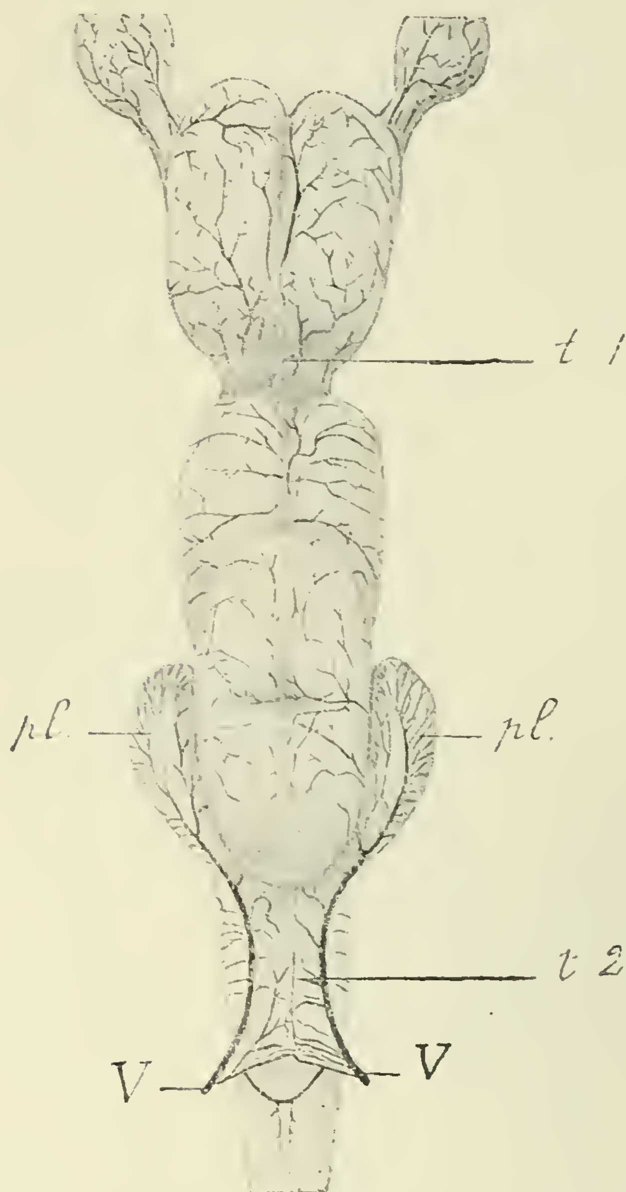


Fig. 3. — Encéphale de *Mustelus vulgaris* injecté, grossi 2 fois. — t_1, toile choroïdienne ; *pl*, plexus du quatrième ventricule en continuité avec la toile, t_2 ; V, vaisseaux.

Cet aspect ampulliforme est particulier aux plexus du quatrième ventricule; mais par leur extrême richesse en vaisseaux ces organes se rapprochent de toutes les autres formations plexiformes de l'épendyme; c'est là, en effet, un caractère commun à l'ensemble de ces appareils, qu'on trouve particulièrement accusé dans les plexus des ventricules latéraux.

Ce fait est, d'ailleurs, manifeste sur les coupes transversales telles que celle figurée au numéro 4 et relative à un embryon d'Emissole mesurant 45 millimètres de longueur.

A l'examen de la figure 5, reproduisant une coupe transversale totale du plexus choroïde du ventricule latéral d'une Emissole adulte, on est frappé tout d'abord par le développement considérable des vaisseaux (V); ceux-ci forment à eux seuls la majeure partie du plexus; en effet, ils ne sont réunis les uns aux autres que par une portion minime de tissu conjonctif (*c*); quant à l'épithélium sécrétant (*r*), il forme, comme chez tous les autres

animaux, un revêtement continu, mais, par suite du très faible développement du stroma conjonctif, il affecte vis-à-vis des vaisseaux des rapports extrêmement étroits : en nombre de points, la cellule sécrétante n'est séparée du sang que par la couche endothéliale du capillaire à l'intérieur duquel ce dernier circule; elle baigne par sa portion basale dans le milieu intérieur.

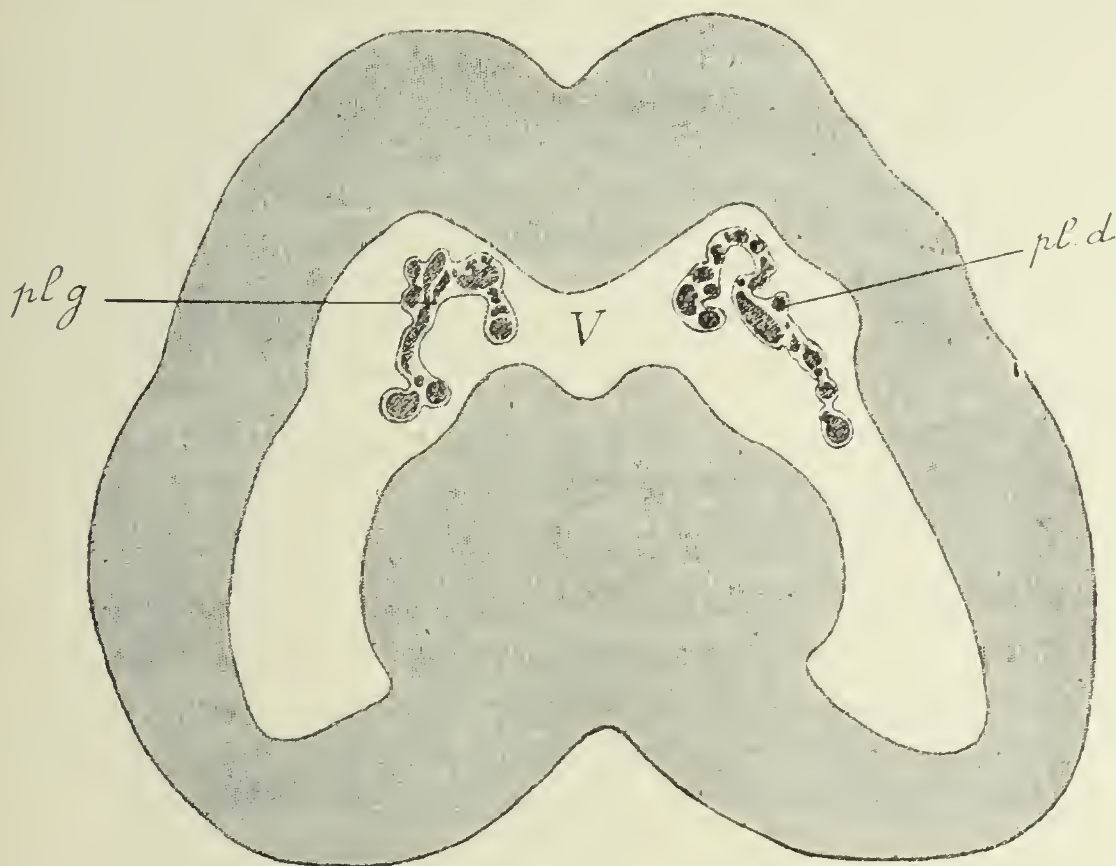


FIG. 4. — Coupe transversale des hémisphères cérébraux d'un embryon de *Mustelus vulgaris*. La cavité ventriculaire, *V*, avec ses deux plexus choroïdes *pl. d*, *pl. g*. Les vaisseaux sont figurés en noir.

Par ces dispositions, les plexus choroïdes des ventricules latéraux rappellent certains types bien caractérisés de glandes vasculaires sanguines, notamment les glandes surrénales des Batraciens, « dont la proportion de vaisseaux est telle qu'ils sont beaucoup moins apparents sur les pièces injectées que sur les pièces fraîches : la quantité de masse à injection qui les gonfle empêche de les distinguer. Accolées aux veines ou développées dans leur épaisseur, en tous cas, les capsules de la Grenouille baignent dans le sang : elles semblent pour cette raison représenter le type par excellence de la glande vasculaire sanguine[1] ».

Cependant, une différence importante sépare les plexus choroïdes des glandes à sécrétion interne proprement dites :

1. P. 65, **34**.

une des caractéristiques de ces dernières est de déverser leur produit de sécrétion dans le système sanguin ; dans le cas de la glande plexo-choroïdienne au contraire, la substance élaborée

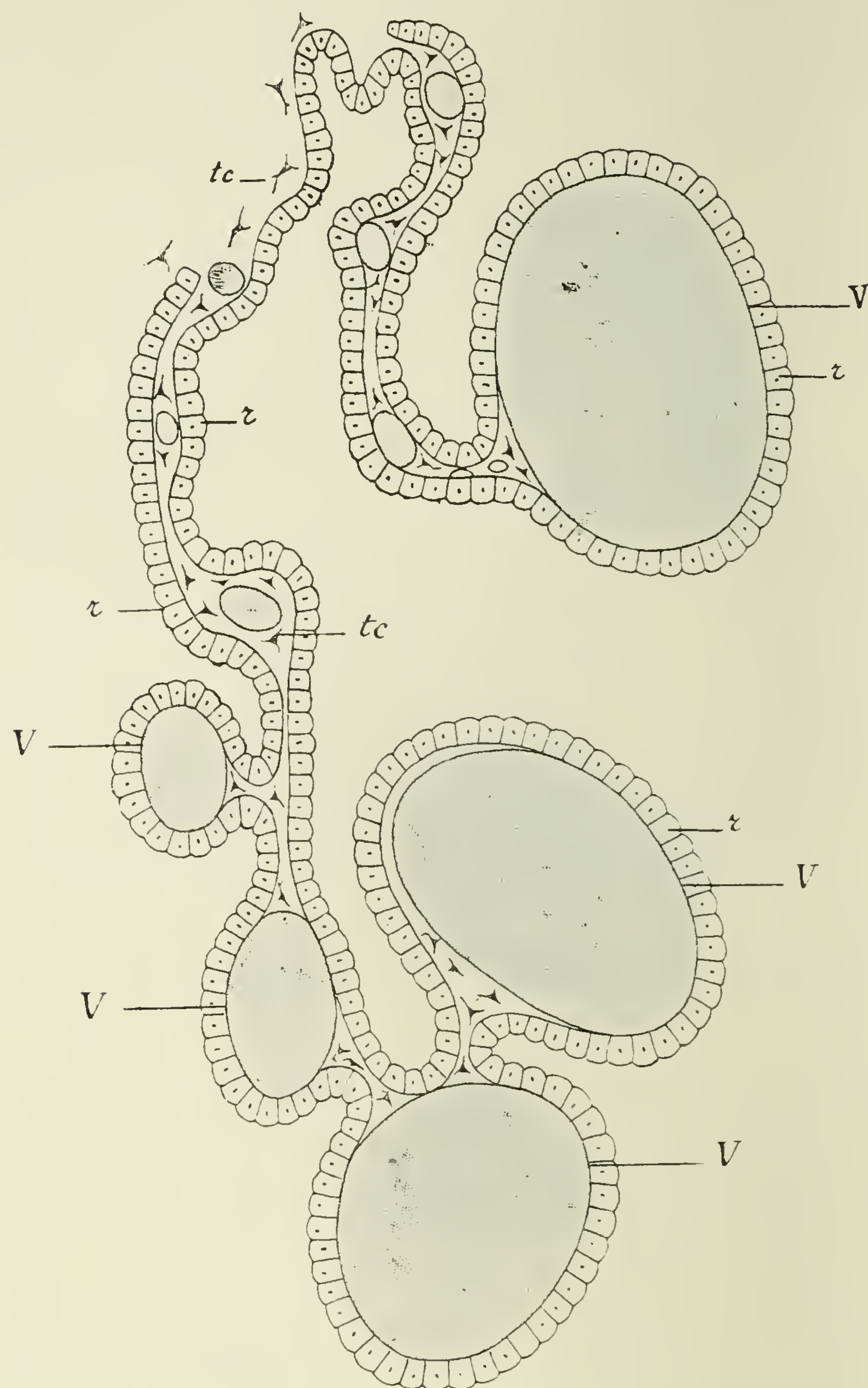


Fig. 5. — Coupe transversale d'un plexus choroïde du ventricule latéral de *Mustelus vulgaris*. — *r*, épithélium sécrétant ; *V*, vaisseaux ; *tc*, tissu conjonctif. Les contours ont été dessinés à la chambre claire. Seuls les éléments ont été schématisés.

n'est pas directement résorbée par le sang ; elle s'écoule d'abord dans une cavité intermédiaire.

Il résulte de ces dispositions anatomiques que les plexus choroïdes du système nerveux central peuvent être considérés

comme des glandes à sécrétion externe mais à destination interne[1]; ceux-ci constitueraient ainsi un type mixte, intermédiaire à la glande à canal excréteur et à la glande close proprement dite. On remarquera, en outre, que dans un tel appareil, les rapports réciproques des éléments constitutifs sont inverses de ceux qu'on observe dans les glandes à sécrétion externe. De même, leur mode de formation s'effectue suivant des procédés inverses.

Alors que la glande à canal excréteur est due à une invagination épithéliale, l'appareil plexo-choroïdien au contraire est formé par une évagination épendymaire; dans le premier cas, la vascularisation est périphérique, dans le second cas, elle est centrale; le stroma conjonctif, en revanche, ne cesse d'être interposé entre l'élément sécrétant et les vaisseaux. En un mot, la glande plexo-choroïdienne est à la glande ouverte ce que la branchie est au poumon.

§ 2. — Examen comparatif des plexus choroïdes et de quelques organes glandulaires d'invertébrés.

Cette forme d'*efflorescences glandulaires* ne constitue pas l'apanage exclusif des Céphalocordés. Nombre d'Invertébrés possèdent des appareils dont les analogies[2] avec les plexus sont frappantes; nous nous bornerons à signaler rapidement quelques-unes des formes les plus typiques.

A ce point de vue, le typhlosolis des Oligochètes mérite de retenir notre attention; son étude, ainsi que l'a montré **Edmond Perrier**, permet, en effet, d'assister à la formation d'un système glandulaire qui n'est pas sans présenter des ressemblances avec les plexus choroïdes : le caractère essentiel de l'appareil circulatoire des *Lumbricomorpha* consiste dans l'addition au système vasculaire primitif des *Tubicomorpha* « de tout un système de canaux intimement liés à l'appareil tégumentaire, pénétrant également dans les viscères, s'insinuant

1. Toutes réserves faites sur le métabolisme ultérieur du produit de sécrétion.
2. Il s'agit simplement ici de comparaisons morphologiques et non d'homologations.

Septembre 1902.

parfois jusque dans l'épiderme et constituant, dans les diverses régions du corps, de véritables réseaux capillaires. Les *Pontodrilus*, *Urochæta* et *Lumbricus* présentent trois étapes distinctes dans la série de ces perfectionnements entre lesquels il est possible d'intercaler les autres.... Les *Urochæta* ont un typhlosolis représenté par une membrane verticalement suspendue dans la région stomaco-intestinale du tube digestif, tout le long de la ligne médio-dorsale. Le bord libre de cette membrane est parcouru dans toute sa longueur par un vaisseau qui représente le vaisseau dorso-intestinal des *Pontodrilus* et que nous pouvons appeler *vaisseau typhlosolien* »[1].

Cet appareil est intéressant à un double point de vue : il résume, en quelque sorte, l'histoire des autres appareils glandulaires analogues des Invertébrés ; d'autre part, son développement phylogénétique rappelle d'une manière frappante le mode de formation des plexus, que celui-ci soit envisagé chez un même individu au cours de son évolution ou chez plusieurs espèces occupant des places sériées dans l'échelle zoologique.

Dans tous les cas, en effet, il s'agit d'une lame épithéliale renfermant de nombreux vaisseaux, s'évaginant progressivement dans une cavité, la plupart des stades de ce processus pouvant être réalisés à la fois à un certain moment du développement embryologique et à l'état adulte suivant l'espèce envisagée.

Ainsi, les schémas A, B et C de la figure 6, en même temps qu'ils correspondent à des stades évolutifs successifs des plexus d'un Mammifère, représentent la conformation définitive des mêmes organes chez divers types de Vertébrés.

Des formations typhlosoliennes, nous rapprocherons ensuite les cellules chloragogènes des Oligochètes et surtout des Polychètes, telles que Willem les a récemment décrites : « le vaisseau ventral porte latéralement des houppes de filaments délicats, de coloration plus ou moins brunâtre, qui s'étendent sur une étendue variable suivant les sujets.... Ce sont des tubes en cæcum, dont la cavité remplie de sang rouge est en conti-

1. T. II, p. 1678-1680, 32.

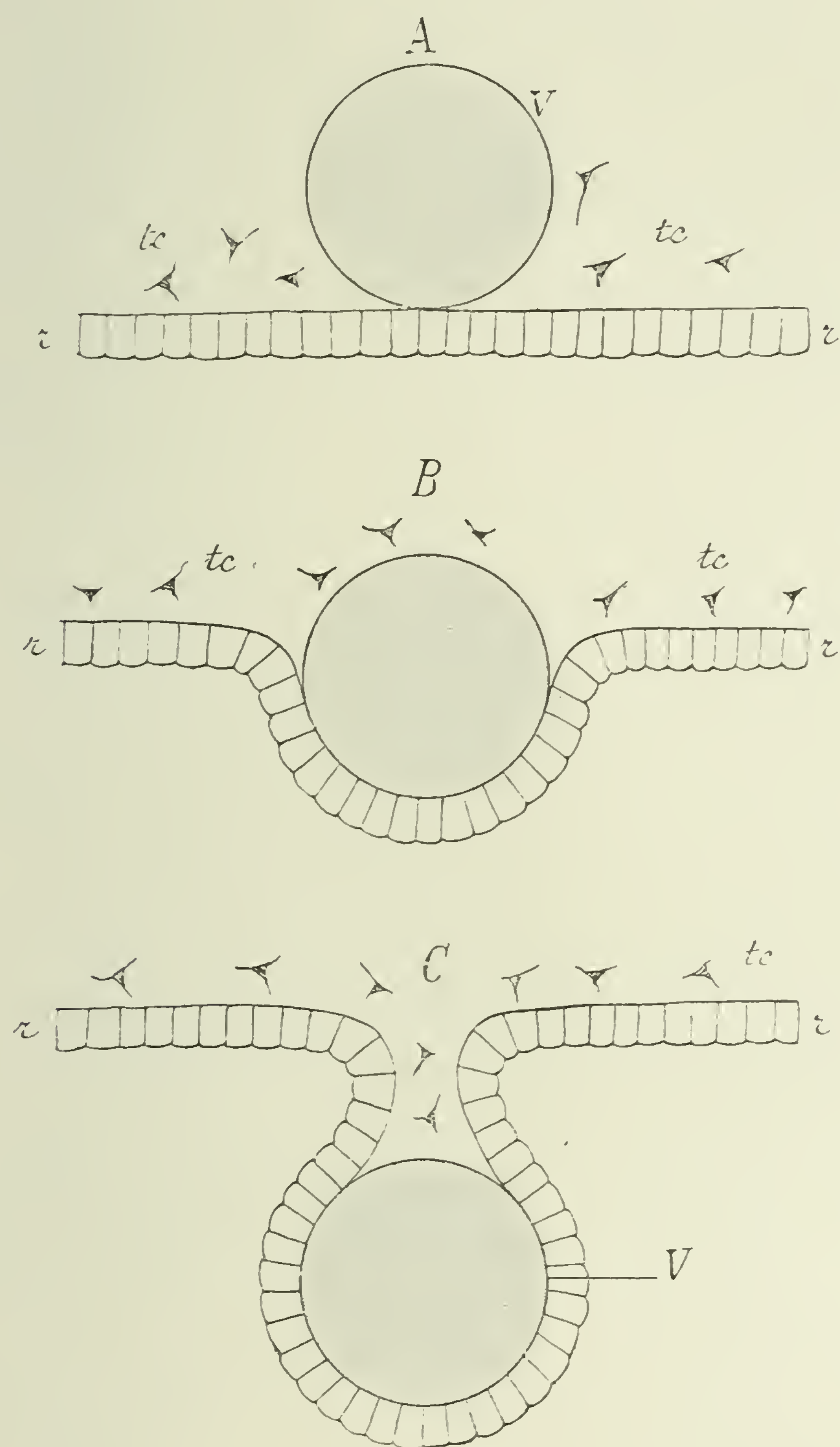


Fig. 6. — Trois stades de la formation du plexus (schématique). *r*, épithélium sécrétant; *tc*, tissu conjonctif; *v*, vaisseaux.

nuité avec celle du vaisseau qui les supporte; leur surface

externe est recouverte de cellules cylindriques élevées, groupées en amas globuleux de nature glandulaire »[1].

Les glandes typhlosoliennes ainsi que les glandes chloragogènes déversent leurs produits dans le cœlome ou tout au moins dans une portion endiguée de ce dernier. La glande péricardique de Grobben des Lamellibranches (*Arca*, *Mytilus*, *Pecten*, *Ostrea*, etc...) et des Gastéropodes prosobranches (*Fissurella*, *Haliotis*, notamment) nous offre un nouvel exemple d'efflorescence glandulaire, dont la sécrétion s'écoule dans la cavité péricardique, qui est elle-même en communication avec la poche rénale; ici encore il s'agit d'une glande « formée de franges festonnées sur lesquelles se trouvent des cellules glandulaires... isolées ou par paquets. Ce fait donne aux franges un aspect tout particulier, celui d'une grappe... »[2].

Ce même aspect est assez exactement reproduit par le rein des Gastéropodes prosobranches, dont l'épithélium excrétant est réparti sur un stroma de tissu conjonctif, et de nombreux vaisseaux sanguins abondamment ramifiés et constituant un réseau vasculaire de la plus grande richesse[3]. Mais dans ce cas, nous remarquerons que la cavité où s'écoule le produit de sécrétion communique directement avec l'extérieur; la même disposition se retrouve, d'ailleurs, chez les Céphalopodes dont les reins présentent un aspect arborescent typique.

Ainsi se relient par une série de formes progressivement simplifiées les plexus choroïdes du système nerveux central aux efflorescences glandulaires les plus simples, telles que les cellules chloragogènes.

*
* *

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central se présentent à l'histologiste dans des conditions d'examen assez rarement réalisées; il est possible, en

1. P. 556. 49.
2. R. Perrier. p. 112-113. 33.
3. *Id.*, p. 156, 33.

effet, d'étudier ceux-ci sans l'intervention de réactifs, dans des conditions qu'on peut considérer comme à peu près normales.

L'observation se pratique de la manière suivante : au moyen d'une pipette à pointe effilée, mais résistante cependant, on perfore la membrane atlanto-occipitale; on aspire une petite quantité de liquide céphalo-rachidien et on en dépose une goutte ou deux sur un porte-objet, muni d'un mince tasseau de verre. Sans tarder, de deux coups de ciseaux, on fait sauter la calotte crânienne de l'animal et on incise verticalement le plafond d'un des ventricules latéraux de façon à mettre à découvert le plexus choroïde correspondant; on sectionne alors ce dernier au niveau du trou de Monro et on le dépose, sur la lame, dans le liquide cérébro-spinal.

En procédant ainsi, on peut examiner, encore vivantes, les cellules de revêtement des plexus, baignant dans leur milieu normal. Évidemment, dans ces conditions, une foule de détails cytologiques échappent à l'observateur; néanmoins, un intérêt considérable s'attache aux données acquises de cette manière, car celles-ci nous renseignent sur la structure de la matière vivante moins infidèlement que les préparations obtenues suivant les procédés courants de la technique histologique moderne.

Dans le cas présent, il y a une importance réelle à contrôler les images colorées par l'examen direct du tissu encore vivant. En effet, les cellules de revêtement des plexus sont d'une vulnérabilité extrême, et tous les réactifs fixateurs, que nous avons essayés, les modifient; certains même altèrent leur structure de la façon la plus fâcheuse.

Pour se convaincre de ce fait, il suffit d'examiner, à l'état vivant, baignant dans son propre liquide céphalo-rachidien, un plexus de Cobaye : si on fait pénétrer ensuite, entre la lame et la lamelle, une petite quantité de liquide fixateur, on constate des changements profonds dans l'aspect des cellules épithéliales : les cils vibratiles cessent de battre, se déforment et se contractent; le cytoplasma subit une rétraction souvent considérable, et des formations d'aspect hyalin deviennent rapidement granuleuses. Ces phénomènes sont particulièrement accusés avec l'alcool à 100°, les liquides de Zenker et de Lindsay, le bichromate

de potasse ou d'ammoniaque acétique, etc... ; en revanche, avec le mélange picro-formo-acétique des frères Bouin, ces graves inconvénients sont très atténués, mais cependant encore sensibles.

Les colorations les plus satisfaisantes nous ont été fournies par l'hématoxyline au fer d'Heidenhain suivie d'orange G ou d'érythrosine.

L'administration d'éther ordinaire, d'éther de Kay, de muscarine, de pilocarpine, de théobromine associée au phosphate tribasique de soude détermine dans ces cellules diverses modifications dont la plus manifeste consiste en l'accroissement de volume du cytoplasma : la hauteur de ce dernier peut, en effet, dépasser le double de la dimension normale.

Ce changement est déjà appréciable sur le tissu observé, à l'état vivant, dans son propre liquide céphalo-rachidien.

Dans ces conditions, on distingue nettement, dans les cellules les plus volumineuses, deux portions : *a*) une portion basale granuleuse renfermant un noyau muni d'un ou plusieurs gros nucléoles; *b*) une portion distale renflée, piriforme, hyaline, turgescente.

L'examen des pièces traitées suivant les méthodes histologiques usuelles fournit les résultats suivants :

Dans ce cas encore, comme à l'état vivant, les cellules les plus développées se divisent en deux portions : *a*) la portion basale est formée par un réticulum dense à granulations fuchsinophiles, vaguement ordonnancées en files radiales; celles-ci se terminent irrégulièrement du côté distal; la plupart des teintures plasmatiques colorent énergiquement cette zone. Le noyau, bien développé, est assez riche en chromatine et renferme un ou plusieurs gros nucléoles; cette portion basale est constante dans toutes les cellules. *b*) La portion distale, au contraire, présente dans son développement des différences considérables, déjà sensibles à l'état normal d'un élément à l'autre, mais particulièrement accusées chez les animaux auxquels on a administré de la muscarine et de l'éther.

Lorsque cette portion n'a qu'une faible importance, elle est constituée par un réticulum assez serré, mais les mailles de ce

dernier s'élargissent rapidement, et finalement la cellule est uniquement constituée, dans sa partie distale, par une masse vésiculeuse ne renfermant plus que quelques filaments ou même quelques granulations. Cet état est surtout manifeste chez les animaux ayant reçu de la muscarine, de l'éther ou de la théobromine associée au phosphate trisodique.

En résumé, les substances précitées provoquent les modifications suivantes dans les cellules de revêtement des plexus : la hauteur des éléments épithéliaux s'accroît, la différenciation en deux zones s'exagère, la zone distale prenant un développement considérable.

Ainsi se trouve démontrée expérimentalement la fonction sécrétoire de l'épithélium de revêtement des plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central.

Dans la série des Vertébrés, ces appareils anatomiques affectent des aspects divers, dont quelques-uns méritent d'être signalés.

Chez les Mammifères et les Oiseaux les plexus choroïdes des ventricules latéraux offrent d'une façon générale l'aspect de membranes richement vascularisées, plus ou moins contournées, plus ou moins villeuses, et ne diffèrent guère que par des détails d'importance secondaire.

En revanche, les Vertébrés inférieurs présentent, au point de vue de la constitution des plexus. des dispositions particulières, susceptiles de jeter une clarté nouvelle sur la morphologie de ces organes glandulaires.

Chez un certain nombre de Reptiles, en effet, les plexus choroïdes des ventricules latéraux ont perdu leur aspect membraniforme; la lame plexo-choroïdienne des Mammifères et des Oiseaux est remplacée chez ces Animaux par des villosités.

Chez le *Jacaretinga latirostris*, notamment, chaque ventricule latéral renferme une série de houppes ramifiées, véritables *efflorescences glandulaires* composées de vaisseaux, d'un stroma conjonctif (peu abondant) et d'un épithélium sécrétant périphérique.

Chez les Sélaciens, les plexus choroïdes reproduisent la dis-

position membraniforme des Mammifères, mais présentent certains faits de structure remarquables.

Tout d'abord, on est frappé par le développement que présentent chez ces Poissons les divers plexus vasculaires du système nerveux central; or, ce fait est vraisemblablement en rapport avec la capacité de la cavité cranienne. Cette dernière s'est toujours présentée à nous remplie d'une quantité notable de liquide céphalo-rachidien, dont on peut recueillir avec une pipette plusieurs centimètres cubes, même chez les individus de taille moyenne.

Ces différents plexus ont un caractère commun : leur richesse extrême en vaisseaux sanguins. D'ailleurs, comme chez les autres Vertébrés, ils renferment en outre un stroma et un épithélium de revêtement.

Dans les plexus choroïdes des ventricules latéraux, le tissu conjonctif est dans tous les cas extrêmement peu développé; en nombre de points même, il fait défaut, et l'élément sécrétant est en rapport immédiat avec le sang, dans lequel il baigne par sa portion basale; à ce titre, les plexus choroïdes des Sélaciens ne sont pas sans analogies avec certains types bien caractérisés de glandes vasculaires sanguines.

Mais, contrairement aux glandes à sécrétion interne proprement dites, le produit élaboré par les plexus n'est pas directement résorbé par la voie sanguine, il s'écoule d'abord dans une cavité intermédiaire.

Il résulte de ces dispositions anatomiques que les plexus du système nerveux central peuvent être considérés comme des glandes à sécrétion externe, mais à destination interne. On remarquera, en outre, que dans un tel appareil les rapports réciproques des éléments constitutifs sont inverses de ceux qu'on observe dans les glandes à sécrétion externe.

Certains Invertébrés, d'ailleurs, possèdent des organes présentant des analogies structurales assez étroites avec les plexus choroïdes du système nerveux central des Céphalocordés.

[Je me fais un devoir d'exprimer ma vive gratitude à M. le Professeur **Edmond Perrier**, directeur du Museum, pour la large hospitalité qu'il a bien voulu m'accorder l'été dernier dans son laboratoire de Saint-Vaast;

A.P. del.
Cassas, lith.
Imp. L. Lafontaine, Paris.

c'est dans cet établissement, que j'ai pu recueillir, grâce à l'aimable concours du chef des travaux, M. A. Malard, les Sélaciens nécessaires aux présentes recherches et poursuivre sur ces Poissons diverses expériences. — A. PETTIT.]

Explication de la planche X.

Toutes les figures ont trait aux plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central du Cobaye.

Lettres communes à toutes les figures.

ca, capillaire.
e, épithélium.
p, plateau.
b, portion basale de la cellule de revêtement du plexus.
d, portion distale de la cellule de revêtement du plexus.
r, prolongements cytoplasmiques.
n, noyau.
nn, nucléole.
f, f_1, f_2, fentes intercellulaires.

FIG. 1. — Une portion de plexus examiné à l'état vivant (grossissement : 190 diamètres environ).

FIG. 2, 3, 4, 5. — Ces figures représentent quatre stades successifs des cellules de revêtement des plexus, observées à *l'état vivant*, 2 et 3 proviennent d'animaux normaux, 4 et 5 d'animaux ayant reçu de l'éther (grossissement : 1 250 diamètres).

FIG. 6. — Une série de cellules provenant d'un plexus normal. Liquide de Bouin, hématoxyline au fer, orange G (grossissement : 300 diamètres).

FIG. 7. — Une série de cellules provenant d'un plexus prélevé sur un Cobaye ayant reçu un mélange de théobromine et de phosphate trisodique (Expérience XXV). Liquide de Bouin, hématoxyline au fer, orange G. (grossissement : 300 diamètres).

FIG. 8. — Une série de cellules provenant d'un plexus normal. Les limites cellulaires sont invisibles ; f, fente intercellulaire (?). Liquide de Bouin, hématoxyline au fer, orange G (grossissement : 1 000 diamètres).

FIG. 9. — Une série de cellules provenant d'un plexus prélevé sur un Cobaye ayant reçu de l'éther ordinaire (Expérience XV). Liquide de Bouin, hématoxyline au fer, orange G (grossissement : 1 000 diamètres).

FIG. 10. — Une cellule provenant d'un plexus normal. Liquide de Bouin, hématoxyline au fer, orange G (grossissement : 1 000 diamètres).

Index bibliographique [1].

1. Audry, A. — Les tumeurs des plexus choroïdes. *Revue de médecine*, t. VI, p. 897-934, 1886.
2. Bochenek, A. — Ueber die Nervenendigungen in den Plexus chorioidei des Frosches. *Bulletin international de l'Académie des Sciences de Cracovie. Comptes rendus*, n° 7, p. 346-348, 2 pl., 1899.
3. Cappelletti, L. — L'efflusso del liquido cerebro-spinale dalla fistola cefalo-rachidiana in condizioni normali e sotto l'influenza di alcuni farmaci. *Atti dell' Accademia di Scienze Mediche e Naturali in Ferrara*, t. XXXIV, fasc. 1-2, p. 1-21, 1899-1900.
4. — L'écoulement du liquide cérébro-spinal par la fistule céphalo-rachidienne en conditions normales et sous l'influence de quelques médicaments. *Archives italiennes de Biologie*, t. XXXVI, fasc. 2, p. 299-302, 1901.
5. Claisse, P., et Lévy, Ch. — Étude histologique d'un cas d'hydrocéphalie interne. *Bulletin de la Société anatomique*, p. 265, 1897.
6. Cavazzani, A. et E. — Sur la circulation du liquide cérébro-spinal. *Archives italiennes de Biologie*, t. XVIII, p. 475, 1893.
7. Cavazzani, E. — Sul liquido cerebro-spinale. *Riforma medica*, 1892.
8. — Weiteres uber die Cerebrospinalflüssigkeit. *Centralblatt für Physiologie*, t. X, p. 145, 1896.
9. — La fistola cefalorachidiana. *Atti dell Accad. medico-chirurgica di Ferrara*, 1899.
10. — Die Cerebrospinalfistel. *Centralblatt für Physiologie*, t. XIII, p. 345, 1899.
11. — Contributo alla fisiologia del liquido cerebro-spinale. *Atti dell' Accademia medico-chirurgica di Ferrara*, 1901.
12. — Contributo alla fisiologia del liquido cerebro-spinale. — I. Intorno all' alcalinita del liquido cerebro-spinale. — II. Sulla presenza di un' ossidasi nel liquido cerebro-spinale. — III. Alcune ricerche sulla pressione e sulla velocità d'efflusso del liquido cerebro-spinale dalla fistola cephalo-rachidiana in particolari condizioni sperimentali. — IV. Intorno all' influenza negativa di alcuni linfagoghi sulla formazione del liquido cerebro-spinale. — V. Rivista storico-critica delle indagini fisiologiche concernenti il liquido cerebro-spinale. 1 vol. 8°, 1-57. Ferrare, 1901.
13. — Zur Physiologie der Plexus chorioidei des Gehirns nach Versuchen von Dr Ar. Veneziani mitgetheilt. *Centralblatt für Physiologie*, p. XVI, n° 2, 39-42, 1902.
14. Duval, Mathias. — Le sinus rhomboïdal des Oiseaux. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1-38, pl. I-IV, 1877.
15. Dejerine et Dejerine-Klumpke. — Anatomie des centres nerveux. T. I, p. 316 et 366, Paris, 1895.
16. Faivre, E. — Recherches sur la structure du conarium et des plexus choroïdes chez l'Homme et chez les Animaux. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, t. XXXIX, p. 424-427, 1854.
17. — Étude sur le conarium et les plexus choroïdes de l'Homme et des Animaux. *Annales des sciences naturelles*, t. VII, 52-90, 1857.
18. Findlay, J. W. — The choroïd Plexuses of the lateral Ventricles of the Brain, their Histology, normal and pathological (in Relation specially to Insanity). *Brain, a Journal of Neurology*, t. XXII, p. 161-203, 6 fig., 1897.
19. — Observations on the normal and pathological Histology of the choroïdal Plexuses. *Journal of mental Science*, t. XLIV, 1898.
20. Fish, E. — The Epithelium of the Brain Cavities. *American monthly microscopical Journal*, t. XI, p. 256, 1896.

1. Voir en outre la bibliographie donnée par **Luschka** (**30**), **Studnička** (**46**) et **Cavazzani** (**12**, V).

21. Galeotti, G. — Studio morfologico e citologico della volta del diencefalo in alcuni Vertebrati. *Rivista di patologia nervosa e mentale*, t. II, fasc. 2, p. 480-517, 18 fig. texte, 1897.
22. Haeckel, E. — Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Plexus chorioidei. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie*, t. XV, 1859.
23. Imamura, S. — Beiträge zur Histologie des Plexus chorioideus des Menschen. *Arbeiten aus dem neurologischen Institute an der Wiener Universität herausgegeben von professor H. Obersteiner*, Fasc. 7, p. 272-280, 1 pl. Leipzig et Vienne, 1902.
24. Jolly, J. — Sur quelques points de l'étude des globules blancs dans la leucémie à propos de la fixation du sang. *Archives de médecine expérimentale et d'anatomie pathologique*, fasc. 2, p. 73-100, 1 pl., 1902.
25. Kingsbury, B. F. — The Structure and Morphology of the Oblongata in Fishes. *Journal of comparative Neurology*, t. VII, p. 1-36, pl. I-V, 1897.
26. Kölliker, H. von. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen, t. II, p. 833, 6e édition, Leipzig, 1896.
27. Lachi, E. — La tela choroïdea superiore e i ventricoli cerebrali dell' Uomo. Pisa, 1888 (d'après un résumé).
28. Lewandowski. — Zur Lehre von der Cerebrospinalflüssigkeit. *Zeitschrift für klinische Medicin*, t. XL, 1901. Résumé in *Neurologisches Centrablatt*, p. 447, 1901.
29. Luschka, H. — Zur Lehre von der Secretionzelle. *Archiv für physiologische Heilkunde*, p. 1-14, 1 pl., t. XIII, 1854.
30. — Die Adergeflechte des menschlichen Gehirns. Eine Monographie, 174 pp., 4°, Berlin, chez G. Reimer, 1855.
31. Obersteiner, H. — Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane in gesunden und kranken Zustande. 4e édit., p. 651-653. Leipzig et Vienne, 1901.
32. Perrier, Ed. — Traité de Zoologie, t. II, p. 1678-1680, Paris, 1897.
33. Perrier, R. — Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. *Thèse de la Faculté des sciences de Paris*, 8°, Paris, 1889.
34. Pettit, A. — Recherches sur les capsules surrénales. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 4 pl. doubles, 1896.
35. — Altérations rénales consécutives à l'injection de sérum de Congre et d'Anguille. *Archives internationales de pharmacodynamie et de thérapie*, p. 409-428, 1 pl., 1901.
36. Pettit, A., et Girard, J. — Processus sécrétoires dans les cellules de revêtement des plexus choroïdes des ventricules latéraux, consécutifs à l'administration de muscarine et d'éther. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 27 juillet 1901.
37. — Sur la fonction sécrétoire et la morphologie des plexus choroïdes des ventricules latéraux du système nerveux central. *Bulletin du Museum*, n° 5, 1902.
38. — Action de quelques substances sur l'épithélium de revêtement des plexus choroïdes du système nerveux central. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 14 juin 1902.
39. — Sur la morphologie des plexus choroïdes du système nerveux central. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 14 juin 1902.
40. Renaut, J. — Traité d'Histologie pratique, t. II, fasc. 2, p. 330, 719, etc. Paris, 1899.
41. Schnopfhagen, Fr. — Ueber cystoïde Degeneration in Plexus chorioideus. *Sitzungsberichte der Kaiserliche Akademie der Wissenschaften zu Wien. III Abteilung*, t. LXXIV, p. 447-480, 5 pl., 1876.
42. Soury, J. — Article Cerveau, *Dictionnaire de physiologie de Richet*, p. 757, 1899.
43. Spina. — Untersuchungen ueber die Resorption des Liquor cerebro-spinalis. *Archiv fur die gesammte Physiologie des Menschen und Thiere*, t. LXXXIIII, 1901. Résumé in : *Neurologisches Centralblatt*, p. 224, 1901.

44. STIEDA, L. — Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröten. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, t. XXV, p. 361-406, pl. XXV et XXVI, 1875.
45. STUDNIČKA, F. K. — Ueber das Ependym des Centralnervensystems der Wirbelthiere. *Sitzungsberichte der königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften. Math. Naturw. Classe*, p. 1-7, 1899.
46. — Untersuchungen ueber den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. *Anatomische Hefte*, fasc. 48, p. 303-431, 13 figures dans le texte, 5 planches hors texte, 1900.
47. VAN GEHUCHTEN, A. — Anatomie du système nerveux de l'Homme, p. 40, Louvain, 1893.
48. VIGNON, P. — Recherches de cytologie générale sur les épitheliums. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, n°s 3 et 4, p. 370-715, 10 pl. hors texte, 1901, et *Thèse de la Faculté des Sciences de Paris*.
49. WILLEM, K. — Observations sur l'excrétion chez l'Arénicole. *Miscellanées biologiques dédiées au professeur Giard*, p. 555-576, pl. XXIX et XXX, 1899.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD

SUR LA STRUCTURE
DU PANCRÉAS CHEZ QUELQUES OPHIDIENS
ET PARTICULIÈREMENT
SUR LES ILOTS ENDOCRINES

Par **E. LAGUESSE**
Professeur d'Histologie à la Faculté de médecine de Lille.

PLANCHES XI ET XII.

2e MÉMOIRE[1]

LE PANCRÉAS DU NAJA (NAJA HAJE).

L'unique spécimen de Naja que nous ayons eu entre les mains nous a été fourni à l'Institut Pasteur de Lille (1899) par notre collègue le professeur **Calmette**[2]. L'animal était tous les quinze jours gavé de viande. Il l'avait été la veille, mais avait rejeté la majeure partie de son repas. Il languissait depuis quelque temps. Il a été tué au chloroforme; nous en avons fait l'autopsie de suite (avec notre collègue **Verdun**, occupé de recherches d'un autre ordre), et fixé des fragments de pancréas au liquide D, au liquide de Flemming, au liquide de Zenker sans acide acétique, et au sublimé.

Les dispositions générales de l'organe sont les mêmes que chez la Vipère. Il est assez volumineux, comme une amande, et porte la rate accolée à son extrémité antérieure élargie. Il est blanc jaunâtre, opaque; à l'œil nu on n'y distingue point d'îlots. Des tranches un peu épaisses, examinées dans le sérum, le

1. Voir *Archives d'Anatomie microscopique*, t. IV, p. 157, 1901.
2. Nous le remercions bien vivement ici.

montrent marbré de larges taches blanches opaques mal limitées, séparées par des espaces plus transparents. Ce sont simplement des aires plus chargées de zymogène.

Sur les coupes minces, après fixation, on constate que la distribution du tissu endocrine se fait suivant les mêmes lois que chez la Vipère; c'est-à-dire que les îlots abondent surtout au voisinage de la rate[1], où l'on trouve les plus volumineux d'entre eux.

Nous arriverons de suite à la structure de l'organe, et nous dirons d'abord quelques mots des cavités sécrétantes.

Les acini. — Les *acini* sont de tailles et de formes très diverses. Nous verrons qu'il en existe de très petits, sessiles sur certains canaux, hémisphériques ou un peu plus qu'hémisphériques. La plupart pourtant sont tubuleux, généralement très allongés et ramifiés. Ils ne sont pas très larges, mais de diamètre extérieur très variable, bosselés, tortueux, irréguliers.

Ils ont ici une lumière large et bien marquée, presque partout occupée par un coagulum de suc pancréatique, généralement un peu rétracté, sous forme d'un cylindre homogène, réfringent, à bords très nets, vivement colorable par l'hématoxyline au fer (brun noir), par la safranine, par l'éosine (dans la double coloration hémalun-éosine). Ce coagulum est bien fixé, et avec des caractères analogues, par les quatre réactifs employés. Sa présence, et surtout sa largeur, montrent que la glande a été saisie en pleine période d'excrétion.

Les *cellules centro-acineuses* sont moyennement abondantes, c'est-à-dire qu'il arrive assez souvent de n'en point voir sur la section transversale d'une cavité sécrétante tubuleuse; en revanche elles font dans d'autres une traînée continue le long de la lumière. Après fixation au liquide de Flemming, coloration à l'hématoxyline au fer, elles apparaissent un peu plus foncées que les cellules principales (plus mal fixées), d'un gris jaunâtre, très finement granuleuses. Elles se voient bien surtout après

1. Notons au passage l'existence d'une petite rate accessoire, arrondie, très régulière, incluse en plein tissu pancréatique, à plus d'un millimètre de l'organe principal.

fixation au liquide D, coloration à l'hématoxyline au fer ou à la safranine. A l'inverse de ce qui se passait après le mélange de Flemming, elles tranchent ici en clair sur le fond sombre formé par les cellules principales bien fixées (pl. XI, fig. 1, *ca*).

Le plus souvent elles sont disséminées le long de la lumière, ou réunies par petits groupes. Elles sont alors polyédriques, souvent pyramidales allongées, s'appuyant par leur base contre la lumière, et pouvant atteindre par leur pointe la membrane propre. (Par leur réunion elles peuvent dessiner alors des sortes d'étoiles que nous verrons plus nettement chez la Couleuvre.) Plus rarement elles s'appuient contre la propria par une base élargie (cellules en coin de **Podwyssotski**). De place en place, on en trouve une simplement prismatique, qui se glisse dans le rang entre deux cellules principales et traverse leur assise de part en part. Aucun caractère essentiel ne la distingue alors de la cellule prismatique des canaux excréteurs. Plus rarement on rencontre deux cellules de ce genre accolées, ou même toute une petite rangée, et, sur un point de son pourtour par conséquent, exceptionnellement sur tout son pourtour, l'acinus prend, sur un court trajet, les caractères de canal excréteur. Ce fait nous montre déjà qu'ici, moins encore que chez la Vipère semble-t-il, il n'est pas toujours facile de tracer la limite entre ces deux ordres de formations. Ces longs acini tubuleux, plus ou moins interrompus par places par l'épithélium des voies d'excrétion, sont à rapprocher des acini semblables, mais plus longs encore et plus interrompus, que nous avons décrits chez les Téléostéens.

Les cellules centro-acineuses ont un noyau généralement allongé, à membrane mince, dépourvu de gros nucléole, mais assez riche en petits grains de nucléine.

Les *cellules principales* sont en général bien plus grosses, bien plus larges, prismatiques, pyramidales, ou en troncs de pyramides. Après fixation au liquide D, elles ont un corps foncé homogène, vivement colorable par l'hématoxyline au fer, la safranine, etc. Les grains de zymogène (d'un violet noir par le premier réactif, d'un rouge vif par le second) sont ici assez régulièrement relégués dans la zone apicale. Ils occupent géné-

ralement la moitié ou les 2/3 de la hauteur de la cellule. Ils sont assez gros, mais moins que chez la Vipère. Généralement dissous dans les fragments fixés au liquide de Flemming, ils laissent à leur place un amas de vacuoles serrées, et le sommet de la cellule apparaît clair. Le noyau a les caractères ordinaires : il est arrondi, à membrane épaisse, à gros nucléole central acidophile, très pauvre en nucléine sous forme de très petits grains.

Chez la Vipère nous n'avions pu voir de *corpuscule paranucléaire* (parasome). Il est au contraire ici de toute évidence. Toutes les cellules à zymogène [1], et elles seules, en montrent un, très net, vivement coloré en masse, tranchant par conséquent plus sur le fond (l. de Flemming, de Zenker, sublimé) que le noyau (fig. 1, 3, 8 du texte) ; si bien que dans certaines préparations (l. de Zenker, puis fuchsine acide par exemple) une seule chose ressort, c'est ce paranucléus, qu'on est tenté de prendre d'abord pour le noyau lui-même. C'est un corpuscule assez généralement en forme de croissant, très souvent appliqué par sa concavité contre l'hémisphère du noyau qui regarde la base de la cellule, assez souvent aussi libre dans la même région, à quelque distance du noyau. En comparant les vues de face et de profil on se rend compte qu'il est constitué par une petite plaque ronde ou elliptique, généralement excavée en cupule, souvent renflée au centre (concavo-convexe), parfois aussi plus mince en ce point et à bords épais arrondis, à la façon d'une hématie de Mammifère. Quelquefois le contour est légèrement polygonal, montre des angles émoussés. Parfois aussi le corpuscule est ovoïde.

Après la fixation au liquide de Zenker, coloration à l'hématoxyline au fer, le paranucléus a les bords nets, se détache en violet sombre. Après l'action du mélange de Flemming les bords sont plus flous. Enfin, par le liquide D, il se détache peu du protoplasme, semble faire corps avec lui, ne s'en distingue que par

1. Pourtant dans quelques cellules à zymogène petites, éparses dans les canaux excréteurs, ou placées dans les acini au contact des rangées de centro-acineuses prismatiques, les paranuclei sont petits et peuvent exceptionnellement manquer. Ce doivent être des éléments de transition. On ne peut en retrouver qu'exceptionnellement aussi dans les éléments de transition des îlots. L'existence d'un paranucléus est donc un bon caractère permettant de distinguer une cellule principale, quand manque le zymogène.

sa teinte plus foncée (pl. XI, fig. 1, *NK*), à moins pourtant qu'il ne se soit formé autour de lui par l'action du réactif une vacuole de retrait qui l'isole nettement (fig. 10 du texte). D'aspect généralement homogène, il se montre aussi parfois légèrement feuilleté (liquide D); par places même il se décompose en lamelles superposées, concentriques au noyau s'il est croissant. Les strates formées par ces feuillets peuvent offrir des différences de coloration. Autour de lui parfois aussi (liquide D) la majeure partie du cytoplasme basal tend à se diviser en feuillets courbes, parallèles à sa surface ou à celle du noyau.

Le paranucléus se coloré en rouge vif par la safranine, en rouge mat par la fuchsine acide, en violet plus ou moins noir (suivant le mode de fixation) par l'hématoxyline au fer, en rouge un peu violacé par la safranine-gentiane-orange, en rouge vineux par l'hémalun-éosine, etc. En un mot il se montre plus colorable et plus acidophile que le protoplasme, bien moins acidophile que le zymogène et que le nucléole.

Notons pour finir qu'à la base de la plupart des cellules principales on trouvait un petit amas de 4 à 15 très petites gouttelettes graisseuses.

Les canaux excréteurs. — Les canaux excréteurs, relativement peu nombreux, sont en général constitués par une tunique fibreuse très mince, revêtue intérieurement d'un épithélium prismatique simple plus ou moins élevé. La hauteur de ces cellules offre de très grandes variations, quelquefois en deux points très voisins (fig. 1 du texte). Les portions à cellules cubiques ou aplaties sont rares, même à l'entrée des acini. On en trouve en revanche même dans certains gros canaux quand la lumière est distendue. On ne peut donc attacher que peu d'importance à la forme et à la hauteur des cellules pour distinguer les différents ordres de canaux. Le noyau offre des caractères analogues à ceux qu'il a dans les cellules centro-acineuses; il est souvent régulièrement arrondi.

Au niveau de la lumière, le contour de chaque élément est nettement dessiné par des bandelettes obturantes (Schlussleisten), très vivement colorées en violet noir par l'hématoxyline au fer

(après les liquides osmiés). Le cytoplasme montre une zone périnucléaire plus claire, large parfois, et qui peut s'étendre à toute la base de la cellule, se terminant en dôme au-dessus du noyau. Plus haut on trouve (mélanges osmiés) une région foncée granuleuse. Enfin le sommet de la cellule proémine fréquemment en forme de coupole dans la lumière, et cette coupole surbaissée limite une nouvelle zone claire, lenticulaire. Quelquefois seulement nous avons remarqué en son centre, comme Zimmermann, un petit point noir; nous n'oserions affirmer que c'est le centrosome.

En certains points, la zone lenticulaire est très gonflée, très proéminente, et représente évidemment une gouttelette de sécrétion. Par places on voit cette gouttelette apparaître sous forme d'un amas de petites vacuoles entre lesquelles on retrouve les petits grains foncés de la zone sombre[1]. Ailleurs, dans les parties profondes et moins bien fixées du fragment au liquide de Flemming, la gouttelette, très gonflée, a crevé, et le sommet de la cellule est déchiqueté. On peut à peine douter que cette dernière image, due à l'action du réactif, ne soit que l'exagération de celles que donne l'excrétion normale de ces éléments. En effet, il est évident que les cellules prismatiques des canaux excréteurs donnent ici, comme nous l'avons montré chez le Chien (*C. R. de la Soc. de Biologie*, séance du 11 mai 1901), une sécrétion destinée à diluer très notablement le suc provenant des acini. Tandis que dans la lumière de ces derniers on trouve un coagulum peu rétracté, réfringent, homogène, vivement colorable à la façon des grains de zymogène, représentant en quelque sorte du zymogène fondu, on trouve dans les gros canaux un aspect tout différent. Ils contiennent un coagulum souvent fortement rétracté, ne faisant plus corps comme le cylindre homogène des lumières acineuses, mais disloqué, effrité par places, formé par un précipité finement ou grossièrement granuleux selon les points, et peu colorable. Le zymogène pur des acini a subi ici une forte dilution. Dans les canaux intermédiaires, le coagulum offre des caractères mixtes et con-

1. Quand la voussure formée par la cellule est à peine indiquée, ou point indiquée du tout, l'élément reste sombre jusqu'au bord.

tient sur ses bords des gouttelettes claires qui correspondent par leur taille à la coupole claire que portent une partie des cellules épithéliales voisines : nous assistons au mélange de la sécrétion de ces éléments avec celle des acini.

L'arbre excréteur est relativement peu ramifié; les branches de tous ordres portent de petites collatérales très courtes qui aboutissent directement à un acinus ou se divisent encore avant. La plupart de ces canaux sont régulièrement cylindriques, et régulièrement tapissés par l'épithélium prismatique décrit plus haut, bien qu'on y puisse trouver en certains points, comme chez la Vipère, quelques cellules à zymogène isolées.

Mais il nous est arrivé de rencontrer, assez rarement il est vrai, certains tubes d'aspect tout différent et dont il est difficile de dire si ce sont des canaux excréteurs ou des acini.

Voici un de ces canaux (fig. 1 du texte), qui se trouvait coupé longitudinalement, et dont nous avons pu suivre sur des coupes sériées presque toute la ramification. Il se détachait à angle aigu d'un conduit régulier, de diamètre à peu près égal. Presque immédiatement sa large lumière était bordée sur un de ses côtés d'une longue rangée continue de cellules à zymogène, rangée qui, sur deux points, s'invaginait pour former deux acini sessiles, l'un, semble-t-il, très petit, l'autre long et ramifié. Plus loin (c'est la région représentée fig. 1), le canal et ses deux branches de bifurcation portaient, de place en place, de petites rangées, de petites plaques de cellules à zymogène bien limitées, tantôt isolées au milieu du revêtement de cellules prismatiques ordinaires (*a*), tantôt en continuité avec des acini dont elles représentaient les bords évasés en entonnoir puis complètement étalés (*b*). Ce canal portait aussi d'assez nombreux acini, tous sessiles, les uns simples culs-de-sac courts (*c*), les autres ramifiés, tortueux et bosselés. L'un de ces derniers présentait soudain, assez loin de son embouchure, un segment où, sur tout le pourtour, les cellules à zymogène disparaissaient, remplacées par des cellules prismatiques simples. L'une des branches de bifurcation du canal semblait, à un moment donné, devenir à peu près complètement acineuse; pourtant, sur la coupe suivante, on y trouvait une longue traînée d'épi-

thélium prismatique qui se continuait au loin, presque ininterrompue, sur l'un de ses côtés. La structure acineuse pure



Fig. 1. — *Naja.* — Un canal excréteur à caractères embryonnaires, renfermant des groupes de cellules à zymogène *a*, *b*, et bosselé de petits acini en voie de différenciation : *c*, et probablement *d* et *e*. — Coupé en long, le canal est rencontré tangentiellement en *f*, *g* ; il se bifurque en *h*. En *s* suc pancréatique coagulé. — Toutes les figures non schématiques du texte ont été, comme celles du 1[er] mémoire, dessinées à la chambre claire avec l'objectif apochromatique Zeiss, immers. homog. 2 mm., apert. 1,40, et l'oculaire compensateur 4. (L'échelle est au bas de la fig. 20 de la planche du 1[er] mémoire.) Elles ont été réduites ensuite de 1/5.

Fig. 2. — Un acinus interverti, entouré de toutes parts d'acini, sauf en bas où il se continue avec le reste de l'îlot, *il*. Il est également en continuité avec deux acini *ac*, *ac* ; *l*, lumière de l'acinus inférieur et du cordon qui y fait suite ; *ar*, artériole pénétrante, se transformant en capillaire au même niveau ; *c*, le capillaire se coudant est coupé transversalement ; les cellules endocrines s'orientent en rayons autour de lui. — Les 2 figures proviennent de coupes faites après fixation au liquide de Zenker, coloration hématéine-éosine. Sur tous les dessins du texte, les parties teintées de pointillé indiquent les éléments endocrines.

n'existait que vers l'extrémité. La deuxième branche de bifurcation n'a pu être suivie loin ; elle semblait, au bout d'un certain

trajet, reprendre la structure normale après la traversée de cette région. Toutes les cellules à zymogène que nous avons signalées dans ce canal se distinguaient nettement, en premier lieu, par la présence des grains de préferment et généralement du paranucléus, par leur noyau à gros nucléole, leur zone basale sombre. Quelques-unes pourtant, surtout dans les petites plaques incluses, étaient peu différentes de taille et de forme des cellules de canal environnantes, et ne présentaient que quelques grains de zymogène. C'étaient évidemment des éléments en voie de différenciation.

La présence d'éléments de ce genre et d'un certain nombre de caryocinèses, la présence d'acini rudimentaires, nous semblent donner l'explication de ces formations singulières. Ce sont vraisemblablement des portions de l'arbre excréteur en train de bourgeonner, et de différencier de nouveaux acini. Mais une branche bourgeonnante est d'ordinaire petite, ramassée sur elle-même. Le fait qu'il s'agit ici de branches d'assez fort calibre, longues, modifiées sur tout leur trajet ou sur une portion de celui-ci, la présence d'un épithélium mixte, nous permettent d'aller plus loin. Il s'agit probablement d'une portion de glande déjà existante qui achève simplement de subir un profond remaniement. Elle semble être revenue vers l'état embryonnaire de tube pancréatique primitif ramifié à épithélium mixte; car c'est le seul nom qui convienne à cette branche, canal excréteur par certains de ses aspects, acinus par d'autres. Et ce tube pancréatique primitif se remet à bourgeonner, et tend à subir en majeure partie, mais très irrégulièrement, la différenciation en substance sécrétante exocrine. Très vraisemblablement les portions excrétante et sécrétante sont destinées à s'individualiser, à se séparer de mieux en mieux, sans aller jusqu'à une distinction tranchée, qui n'existe pas plus chez le Naja que chez la Vipère.

Les ilots de Langerhans. — Les îlots de Langerhans sont assez nombreux, disséminés dans tout l'organe, plus abondants et plus gros dans la région juxta-splénique, généralement assez régulièrement arrondis ou un peu allongés. Comme chez la Vipère, on en rencontre de toutes tailles, mais surtout de moyens.

Ils tranchent toujours bien sur le fond, en clair quand leurs grains ne sont pas fixés ou pas colorés, en foncé au contraire, quand ces grains ont pris une vive coloration.

Les cordons constituants sont infiniment moins nets que chez la Vipère. Cela provient de ce que ces cordons se soudent entre eux partout où ils ne sont point séparés par un capillaire, ne laissant entre eux que rarement les longues fentes inoccupées que l'on trouvait chez la Vipère. De sorte que l'îlot apparaît en général comme une masse unique de cellules, trouée de place en place par des vaisseaux, en coupe oblique, transversale ou longitudinale. La disposition est analogue en un mot à celle qu'on trouve chez beaucoup de Mammifères. On peut décrire des cordons constituants, mais peu nettement individualisés, tant ils sont courts, larges, et surtout très largement fusionnés autour des vaisseaux (pl. XI, fig. 1).

On retrouve aussi de place en place la figure caractéristique de l'acinus interverti, c'est-à-dire un vaisseau capillaire élargi, coupé en travers, autour duquel les cellules d'îlot s'ordonnent en rayons, les grains s'accumulant au contact du vaisseau, les noyaux étant refoulés à l'extrémité opposée des cellules, devenus basaux, et formant une couronne périphérique. La figure 2 du texte montre une de ces images, d'autant plus nette que, situé à l'extrémité d'un îlot, l'acinus interverti est entouré de toutes parts, sauf en bas, par le tissu exocrine environnant. Le capillaire fait suite directement ici à une artériole pénétrante qu'on voit arriver par en haut, et qui perd ses dernières fibres musculaires à l'entrée de l'îlot. Le capillaire est coupé tangentiellement au point où il se coude pour prendre une direction perpendiculaire au plan de la section.

Revenons aux cordons, et nous nous convaincrons vite que leur structure se rapproche de celle des acini tubuleux auxquels ils font suite par places. Nous trouvons les deux mêmes espèces d'éléments, — une tige de *cellules centro-acineuses*, — des *cellules d'îlot* proprement dites, ou *cellules endocrines*, chargées de grains. Souvent le cordon est large, la tige centro-acineuse rejetée à la périphérie, et les cellules endocrines disposées sans grand ordre sur plusieurs rangs. Mais souvent aussi on retrouve

la disposition caractéristique étudiée chez la Vipère, la tige au centre, la plupart des cellules endocrines disposées en palissade à la périphérie sur une seule assise. Nous pouvons, avec **Perdrigeat** et **Tribondeau** (37)[1], appeler *cellules marginales* les éléments prismatiques constituant cette assise. Elles tendent à être ici moins élevées, moins régulières, moins prismatiques que chez la Vipère, mais elles ont les mêmes dispositions générales, et la même structure.

Les cellules endocrines se distinguent surtout par les petits grains dont elles sont plus ou moins remplies. Ces grains sont en partie encore fixés par le liquide de Flemming, même quand le zymogène a été complètement dissous. Ils se fixent assez bien par le liquide de Zenker, bien par le sublimé et le liquide D. Ils attirent peu l'attention si l'on se contente (après fixation au liquide de Zenker) de colorer à l'hémalun, puis à l'éosine; ils sont alors faiblement teintés par l'éosine. Ils ressortent bien davantage, en violet bleu, par l'hématoxyline au fer. Mais c'est après les mélanges osmiés qu'on les voit le mieux, colorés en violet noir par l'hématoxyline au fer, en rouge-rubis par la safranine, en violet bleu intense par le violet de gentiane. Leur affinité pour ce dernier colorant est tout à fait particulière, et en traitant les coupes par la méthode de Bizzozero[2], on obtient des préparations où les îlots seuls, à un faible grossissement, se détachent comme des amas finement granuleux d'un violet intense sur le fond à peu près incolore (ou teinté de jaune par le xylène légèrement picriqué). Au contraire, les grains de Cl. Bernard[3] peuvent être obtenus presque incolores ou plutôt à peine teintés en brun par le fixant.

Cette propriété du grain endocrine nous a permis d'en

1. Nous n'avions cité à propos de la Vipère que les notes présentées par **Tribondeau**; nous avons eu récemment entre les mains, grâce à l'amabilité des auteurs, le mémoire à la Société Linnéenne, qui est plus étendu, et auquel nous ferons plus d'une fois allusion.

2. Différenciation par des séjours alternatifs de 30 secondes dans l'alcool absolu, puis l'acide chromique.

3. Rappelons que **Kühne** et **Lea** emploient souvent cette expression pour désigner les grains de zymogène, **Cl. Bernard** ayant insisté le premier sur les traînées granuleuses foncées qui accompagnent la lumière des acini chez le Lapin observé à l'état frais. C'est une expression que nous négligeons trop en France.

obtenir de belles colorations spécifiques par la méthode safranine-gentiane-orange, appliquée comme nous l'avons dit au début[1]. Quand la différenciation est bien réussie (pl. XI, fig. 1) le cytoplasme basal des cellules principales d'acini est d'un rouge violacé, celui des cellules d'îlot et des centro-acineuses dans le même ton, mais très clair, le grain de zymogène est rouge rubis, entouré d'un fin cercle violet[2], le grain endocrine est d'un beau violet bleu foncé. Cette coloration différentielle des deux sortes de grains est donc très précieuse pour étudier les rapports des portions endocrine et exocrine. Par plusieurs autres colorants on peut obtenir une différence de teinte plus ou moins marquée entre les deux sortes de grains.

Chez les Vipères que nous avons étudiées, on pouvait déjà distinguer deux variétés de cellules endocrines, quelques-unes ne possédant qu'un semis de grains excessivement fins, et parfois peu abondants. Ces deux variétés sont beaucoup mieux marquées ici ; aussi avons-nous attendu d'arriver au Naja pour nous y arrêter.

Kühne et **Lea**, **Lewaschew**, **Harris** et **Gow**, ont depuis longtemps signalé dans les îlots l'existence de cellules claires et de cellules sombres. **Giannelli** et **Giacomini**, **Massari**, **Diamare** ont décrit des cordons granuleux et non granuleux ou moins granuleux. Nous croyons avoir donné plus de valeur à ces constatations en faisant la distinction entre les cellules moins riches en granules et les centro-acineuses, en montrant par la dissociation (13) qu'il s'agit bien ici de véritables grains de sécrétion, indépendants de l'action des réactifs. Par l'emploi du violet de gentiane ou de l'hématoxyline au fer après fixation au liquide D, la distinction des variétés est facile ici. Outre les centro-acineuses[3], on trouve en effet, parmi les marginales mêmes, des cellules à grains excessivement fins, bien plus claires que les

1. Dans le premier mémoire il s'est glissé une faute d'impression. C'est *sulfite* de potasse qu'il faut lire, et non *sulfate*. Maintenant nous mordançons de préférence 2 à 3 heures seulement.
2. Le suc coagulé dans la lumière des acini est également rouge vif.
3. Cela n'empêche pas que certaines centro-acineuses contiennent parfois quelques très fins granules, colorables de la même façon, surtout vers la pointe, plutôt en rapport par conséquent avec la sécrétion externe.

voisines (pl. XI, fig. 1). Perdrigeat et Tribondeau (37) en signalent également.

On rencontre fréquemment entre les deux variétés des transitions qui semblent nettement indiquer, comme l'ont dit Diamare (18), Perdrigeat et Tribondeau (37), qu'il s'agit simplement de deux stades successifs d'un même processus. Fréquemment aussi, dans quelques cellules à granulé très fin, on voit quelques grains plus gros clairsemés. C'est surtout après fixation au liquide de Flemming, suivie de coloration à l'hématoxyline au fer, que ces deux variétés, que ces deux stades sont bien marqués. En effet, au premier coup d'œil, on distingue parmi les cellules endocrines des éléments de deux couleurs, des gris et des jaunes. Les premiers sont moins abondants. Ils doivent leur coloration à un semis plus ou moins serré de très petits grains d'un gris cendré, très légèrement bleuté. Par ce réactif, ils sont en certains points difficiles à bien délimiter d'avec les centro-acineuses, mais fort nets ailleurs, et la comparaison avec les fragments fixés au liquide D empêche toute confusion. Les seconds sont généralement plus gros, gonflés par le réactif, de contours plus nets, de coloration jaune brun assez vive. Cette coloration s'étend uniformément sur tout l'élément. Il paraît être de structure alvéolaire ou réticulaire, les mailles du réseau étant uniformément remplies par une substance d'aspect gommeux, assez réfringente; les travées cytoplasmiques grises sont en partie masquées par cette substance, qui englue tout.

Il est facile de se rendre compte que cette image est due surtout à l'action du fixateur. En effet, tout à la périphérie du fragment, en quelques points qui ont subi plus directement l'action de l'acide osmique, les cellules jaunes existent, mais avec des caractères tout différents. Elles ont un fond cytoplasmique grisâtre, clair, sur lequel se détachent un grand nombre de grains jaune brun vivement colorés. Plus loin, ces grains perdent leurs contours nets, gonflent, se colorent moins vivement, et semblent se fondre en une masse homogène, qui envahit tout l'élément et le distend. Il est difficile de dire s'ils se fusionnent en une seule masse occupant les mailles d'un

réticulum, ou si la substance provenant de chacun d'eux remplit simplement une vacuole élargie, dilatée, devenue polyédrique par pression réciproque. Il est assez probable que les deux états coexistent suivant le degré de distension. Mais ce simple fait montre bien que les grains gris et les grains jaunes sont à deux stades de maturité différents. Les gris sont très petits, de nouvelle formation, résistent davantage au réactif; les jaunes, plus gros, plus mûrs, gonflent, perdent leur réfringence, et confluent ou tendent à confluer.

L'emploi de la triple coloration safranine-gentiane-orange varie cet aspect. Les cellules grises de tout à l'heure sont ici comme saupoudrées d'une fine poussière violette, les autres homogènes, à peine colorées en un ton gris violacé. En certains points périphériques du fragment, elles sont encore à demi remplies, du côté tourné vers la surface, de grains plus gros, d'un brun violacé. Dans certaines préparations colorées au Kernschwartz, puis à la safranine, tandis que les cellules de la première variété montrent de petits grains d'un rouge vif, celles de la seconde se détachent en bloc, comme de petites taches très sombres, d'un violet rouge vineux très foncé, alors que dans quelques-unes d'entre elles, à la périphérie, on retrouve d'assez gros grains rouges bien distincts, sur fond peu coloré. Il y a donc bien, semble-t-il, non seulement gonflement, mais dissolution et changement de nature de la substance du grain.

Dans la plupart des cellules endocrines mûres on trouvait en outre, après fixation au liquide D, une ou plusieurs assez grosses vacuoles entièrement claires qu'on peut apercevoir dans la figure 1, pl. XI.

La *tige centro-acineuse* paraît exister de façon constante dans les cordons. Elle est formée de cellules claires, polyédriques, souvent allongées dans le sens de l'axe, et qui ont beaucoup moins de tendance que dans les acini à se glisser entre les éléments sécréteurs. Chez le Naja, cette tige est très souvent rejetée tout à la périphérie du cordon, sur un de ses côtés (fig. 3, texte).

Chez la Vipère les lumières étaient assez difficiles à voir, et paraissaient souvent manquer. Ici elles se retrouvent beaucoup

plus régulièrement et plus nettement, quoique assez fines[1]. Presque chaque tige centro-acineuse paraît creusée selon son axe d'une de ces lumières; pourtant nous n'avons pas pu la déceler partout. Comme elle est bien plus petite que celle des acini et paraît en comparaison diminuée, effacée, ici plus qu'ailleurs s'impose le nom de cordon à lumière effacée, de préférence à celui de cordon plein, qui n'est plus exact. Ces lumières sont mises en évidence par tous les fixants employés. Parfois même (surtout après le liquide de Zenker ou le liquide D), on y retrouve un très mince coagulum, de propriétés analogues à celui des acini, et vivement colorable.

Cette constatation pourrait ramener de nouveau à l'idée d'une sécrétion externe des cordons. Mais quand on peut suivre sur un certain trajet un de ces coagulums, on arrive, à la périphérie de l'îlot, à un cul-de-sac acineux qui fait suite au cordon (fig. 7 du texte). A ce niveau, contenu et lumière se renflent et reprennent le diamètre normal qu'ils ont dans les acini voisins. Quand dans les cordons, ce qui est assez rare sur ce sujet (alors qu'il y en a dans presque tous les acini), on rencontre un coagulum, il représente donc la sécrétion non du cordon lui-même, mais d'un acinus situé au delà. En outre la présence de très nombreuses tiges centro-acineuses (avec lumière) reléguées à la périphérie même des cordons, est tout à fait probante. Un coup d'œil jeté sur la figure 3 du texte fera comprendre combien il est impossible d'admettre que toute la masse des cellules de ces gros cordons, disposées sur de nombreux rangs, envoie sa sécrétion vers ces petites lumières rejetées tout à la surface. Peut-être pourrait-on objecter que ce refoulement est dû au gonflement produit par le réactif, si l'on ne trouvait des images analogues avec le liquide D, qui n'en produit pas de façon sensible. (Enfin il serait étrange que la fixation ait pu opérer de tels déplacements, sans dislocations et sans ruptures.) Si nous avons choisi ici une coupe au liquide de Flemming, c'est parce

1. **Perdrigeat** et **Tribondeau** ont vu dans les cordons, chez la Vipère, une lumière sous forme d'un canal « très étroit », « et qui par places semble faire défaut; il n'est nullement comparable à celui de l'acinus; c'est une voie qui n'est plus suivie et qui s'efface ». Sur ce point donc encore leurs observations viennent confirmer les nôtres.

que les tiges centro-acineuses tranchent davantage. Elles sont simplement un peu comprimées et étoilées par le gonflement des cellules voisines, qui n'a rien d'exagéré.

Quand on suit ces tiges centro-acineuses creuses, il arrive souvent, comme en *cp* (fig. 3 du texte), de les voir à un moment



Fig. 3. — Portion de la périphérie d'un gros îlot endocrine. En *ce*, un canal excréteur portant : 1° des cellules à zymogène éparses *cz*, — 2° un acinus *ac* dont l'insertion est coupée tangentiellement, — 3° un groupe de cellules endocrines *en*, au voisinage de l'îlot, et qui probablement plus loin se continuait avec lui ; *l*, *l'*, lumières ; *v*, *v'*, vaisseaux. — On voit ici une portion de 2 lobes de l'îlot, divisibles chacun en plusieurs cordons étroitement anastomosés autour des vaisseaux ; un de ces lobes à gauche du canal ; — l'autre au-dessous, portant en bordure un canal pénétrant, *cp*, avec une cellule à zymogène *cz* ; en *ca*, *ca'*, *ca''*, tiges centro-acineuses rejetées à la périphérie des cordons. — Fixation au liquide de Flemming, coloration à l'hématoxyline au fer.

donné augmenter d'épaisseur ; les cellules, devenues pyramidales ou cylindriques, se disposent plus régulièrement, à la façon de rayons, autour d'une lumière centrale plus large. Finalement le canal ainsi formé se dégage de l'îlot et devient un véritable conduit excréteur. Il nous est arrivé inversement, en suivant un

canal excréteur à large lumière, bordé de cellules prismatiques élevées, de le voir buter soudain contre un îlot, y entrer jusqu'à une certaine profondeur, ou s'y résoudre de suite en un chevelu de tiges ou plutôt de racines centro-acineuses pénétrantes, creusées de lumières. Tel est le cas dans la figure 4 (texte). Ici, le canal est particulièrement intéressant, parce qu'il contient, parmi ses cellules prismatiques, de nombreuses cellules à zymo-

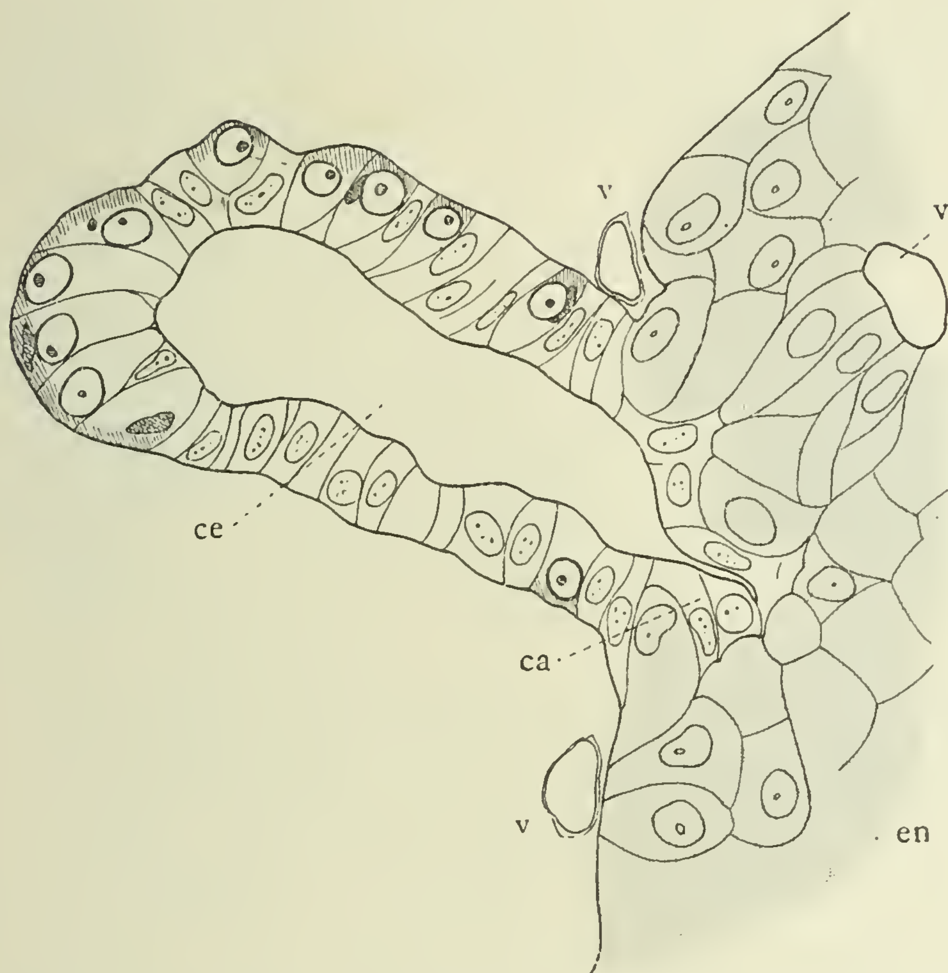


Fig. 4. — Large canal excréteur *ce*, contenant des cellules à zymogène, qui aborde un îlot, et s'y dissocie en tiges centro-acineuses *ca*, avec lumières pénétrantes; *v*, *v*, vaisseaux capillaires; *en*, cellules endocrines. — Liquide de Flemming, hématoxyline au fer.

gène, éparses ou en petits amas, ne touchant à la lumière que par un sommet rétréci, à la façon des caliciformes. Au point où le canal aborde l'îlot, les cellules endocrines prennent la place des cellules à zymogène, mais restent généralement séparées de la lumière par une petite bordure persistante d'éléments clairs : ce sont les cellules du canal en train de devenir centro-acineuses. En d'autres points analogues, mais plus rares, les éléments endocrines arrivent jusqu'en bordure de la lumière (fig. 3 du texte). Ici elles semblent remonter à partir de l'îlot dans la paroi du canal, qu'elles envahissent jusqu'à une certaine distance.

Les canaux excréteurs, et même les conduits d'assez fort calibre peuvent donc aborder les îlots, et se continuer directement avec les cordons constituants, comme ces figures, rigoureusement exactes, en font foi. Nous avons tenu à les reproduire parce que certains auteurs, **Diamare** (18) notamment, nient la pénétration des canaux dans les îlots des Reptiles, contrairement à ce qui avait été avancé par **Giannelli** et **Giacomini** (14).

Nous pensons qu'après avoir eu ces figures sous les yeux, le lecteur conclura simplement que les rapports des canaux et des

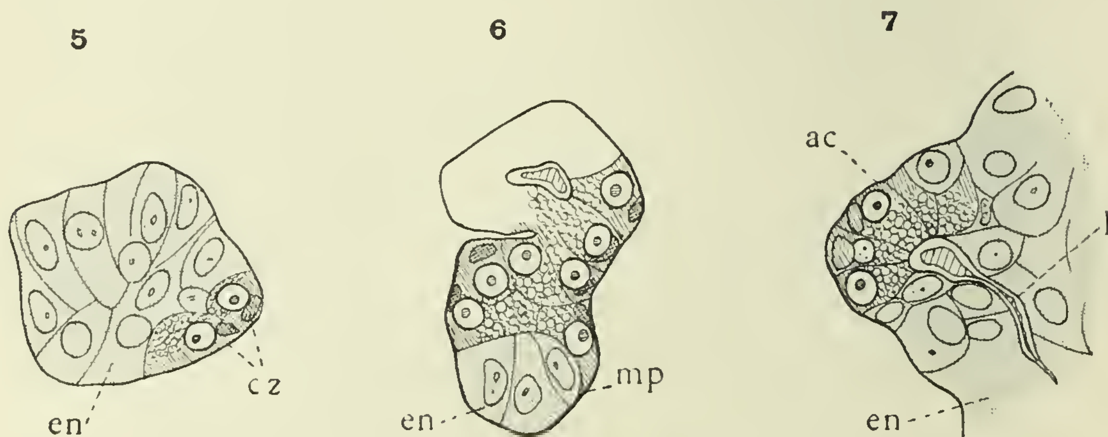


Fig. 5. — Petit îlot de Langerhans bien limité, complètement entouré d'acini, et contenant en *cz*, deux cellules à zymogène incluses; *en*, éléments endocrines.

Fig. 6. — Acinus dont les cellules terminales, *en*, viennent de subir, au contact d'un capillaire, la transformation endocrine; *mp*, membrane propre.

Fig. 7. — Au bord d'un îlot, un petit cul de-sac acineux ou calotte acineuse, *ac*, en continuité avec le tissu endocrine *en*; en *l*, sa lumière, contenant un coagulum de suc pancréatique; lumière et coagulum se rétrécissent pour se continuer dans le cordon.

(Pour les 3 coupes, fixation au liquide de Zenker, coloration hémalun-éosine.)

îlots ne sont point partout aussi nets, et que **Diamare** n'a pas eu la chance de rencontrer des exemples aussi probants.

Les rapports de continuité entre les acini et les cordons, décrits dès 1896 par **Giannelli** et **Giacomini**, revus en 1900 par **Perdrigeat** et **Tribondeau**, et que **Diamare** n'admet pas davantage, sont tout aussi évidents chez le Naja. Ainsi, la figure 8 du texte nous montre un cordon coupé longitudinalement, avec tige centro-acineuse et lumière centrale très nettes. Arrivé à la périphérie de l'îlot, ce cordon se coiffe d'une calotte de cellules à zymogène, tout à fait comparable par sa disposition à un croissant de Giannuzzi, et dans laquelle on peut poursuivre jusqu'à une courte distance lumière et centro-acineuses. Des images analogues se retrouvent à chaque instant, et la figure 1,

planche XI, en reproduit plusieurs après fixation au liquide D et coloration safranine-gentiane-orange.

Non seulement on observe cette continuité de cordon à acinus, mais à chaque instant on trouve une véritable intrication des deux sortes d'éléments sécréteurs endocrines et exocrines. Ainsi, figure 3 du texte, en *cp*, on voit une cellule à zymogène incluse dans un cordon au point où vient d'y pénétrer un petit canal. Ailleurs, toute une rangée de cellules à zymogène se trouve dans des conditions analogues. Figure 9, un cordon à

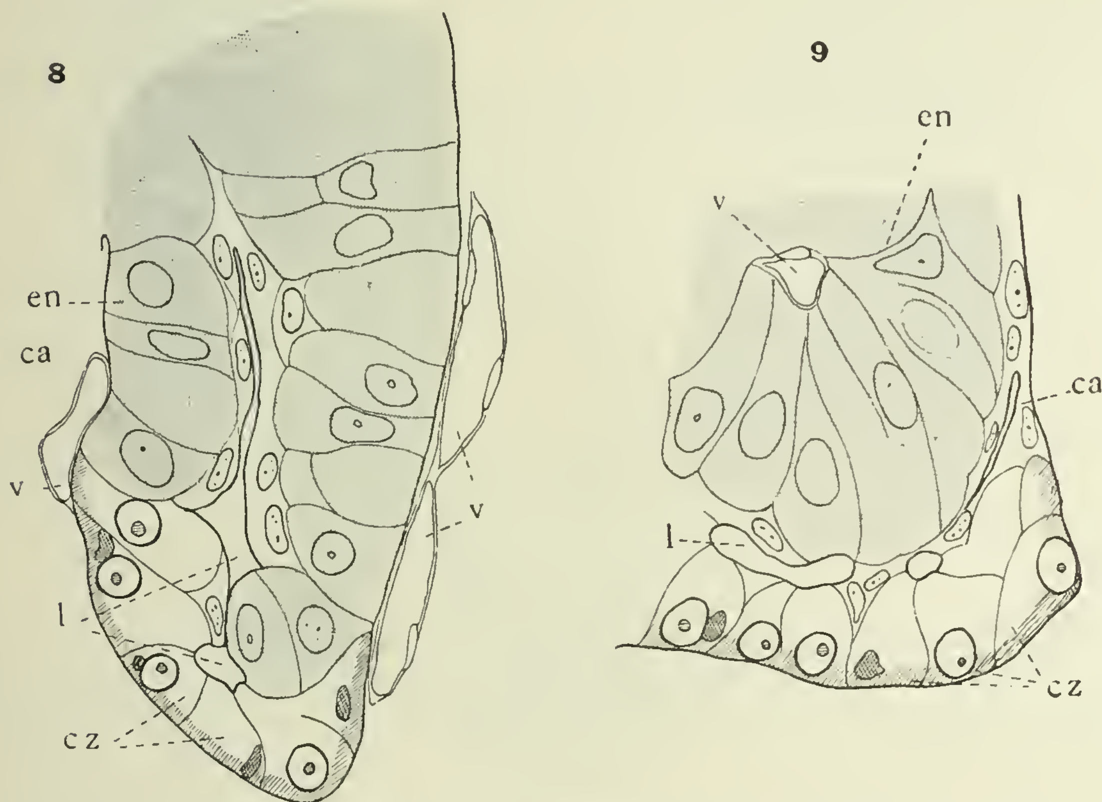


Fig. 8. — Cordon coupé en long, *en*, pourvu d'une belle tige centro-acineuse *ca* (prolonger jusqu'aux cellules claires centrales le trait de renvoi oublié), avec lumière *l*, qui, arrivé à la périphérie de l'îlot, est coiffé d'une véritable lunule de cellules à zymogène *cz*; *v*, capillaires.

Fig. 9. — A la périphérie d'un îlot, cordon *en* à tige centro-acineuse *ca* rejetée à la périphérie, et qui d'un côté se coiffe d'une rangée continue de cellules à zymogène *cz*; *v*, vaisseau, centre de l'acinus interverti le plus périphérique; *l*, lumière.

(Pour les 2 coupes, fixation au liquide de Flemming, coloration à l'hématoxyline au fer.)

lumière d'abord périphérique, puis centrale, est resté par tout un côté formé de cellules principales d'acini, tandis que l'autre est constitué de beaux éléments endocrines, disposés radiairement autour d'un vaisseau, pour contribuer à former un acinus interverti. La figure 11 montre un point assez analogue, après fixation au liquide D, mais avec le capillaire coupé en long. La figure 12 est encore plus probante, puisque ici, dans la moitié endocrine du cordon, une seule cellule à zymogène est restée incluse et serrée entre les éléments à petits grains.

Souvent aussi on rencontre dans la paroi d'un acinus coupé transversalement (fig. 10) ou très obliquement (6) un petit groupe d'éléments endocrines régulièrement encastrés entre les cellules principales, et inversement, dans un cordon, une ou plusieurs cellules à zymogène complètement isolées, bien reconnaissables à la coloration foncée de leur base, à leurs grains de Cl. Bernard, à leur noyau arrondi à gros nucléole, et à leur paranucléus (fig. 5).

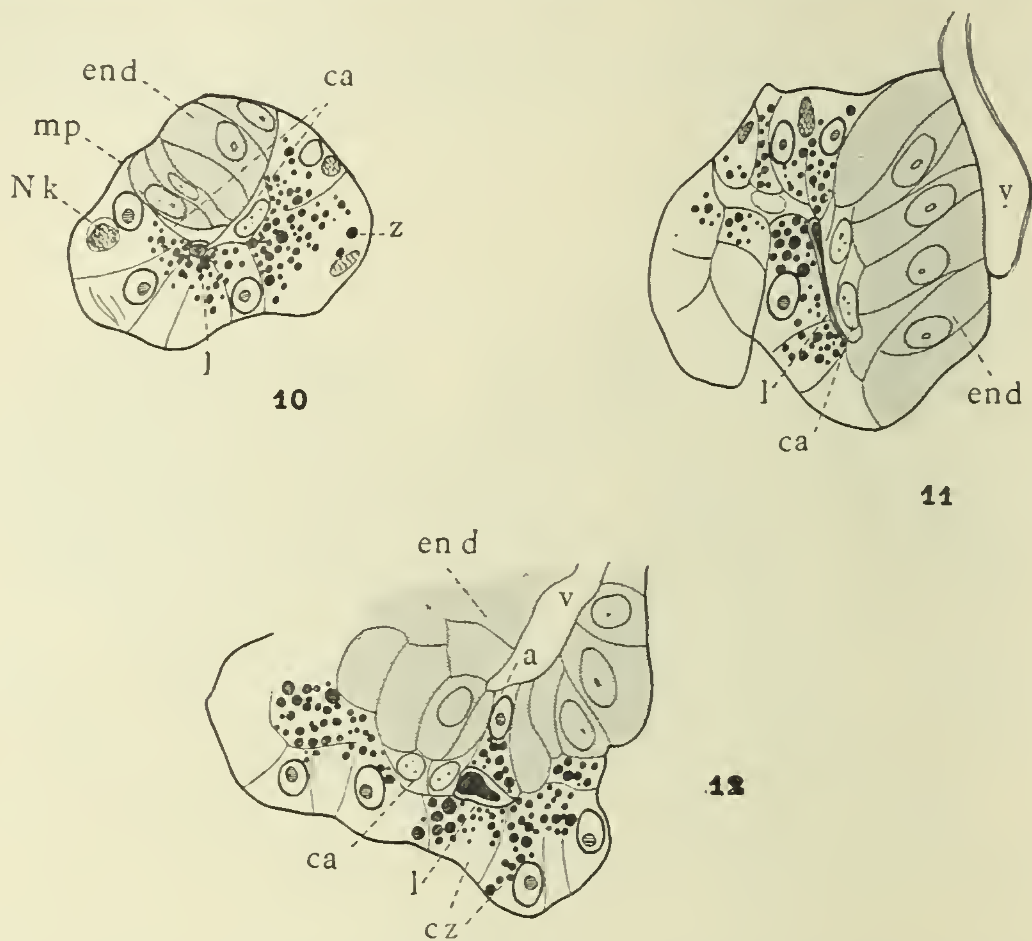


Fig. 10. — Acinus coupé transversalement, qui, au contact d'un îlot, a subi partiellement la transformation endocrine, *end*; *ca*, 2 centro-acineuses; *mp*, membrane propre, seule marquée d'un trait noir très net, et faisant le tour de l'ensemble; *NK*, paranucléus au milieu d'une vacuole de retrait; *z*, zymogène; *l*, lumière avec coagulum.

Fig. 11. — Acinus coupé obliquement, en transformation endocrine par tout son côté droit, *end*, au contact du vaisseau *v*; *l*, lumière avec coagulum; *ca*, centro-acineuses.

Fig. 12. — A la périphérie d'un îlot, autour du vaisseau *v*, coupé obliquement, se sont groupés les éléments de l'acinus interverti. — De la cavité sécrétante primitive, il reste tout un côté formant une sorte de large lunule *cz*, avec centro-acineuses, lumière et coagulum; mais en face une cellule à zymogène *a*, a également échappé jusqu'ici à la transformation, et reste incluse entre les éléments eudocrines *end*, de l'acinus interverti.

(Pour les 3 coupes, fixation au liquide D, coloration à l'hématoxyline au fer.)

Enfin un des meilleurs exemples se trouve dans la figure que nous avons déjà donnée dans la *Bibliographie anatomique* (12) en 1899, page 228, et que nous reproduisons ici (fig. 13). Il s'agit d'un très petit îlot, représenté en entier, entouré d'acini de toutes parts, et formé de deux cordons, *m* et *n*. Le premier est en pleine continuité avec un amas de cellules qui paraît être à

première vue un simple cul-de-sac acineux, mais qui contient en réalité un véritable mélange d'éléments endocrines et exocrines. En *e*, *f* , ce sont de véritables cellules principales typiques, bourrées de zymogène; en *d* et *g*, en *b* et *c*, ce sont des éléments de transition ne contenant plus que quelques grains de Cl. Bernard, à nucléole plus petit, à membrane nucléaire plus mince, mais ayant encore les caractères exocrines. En divers points au contraire, on trouve des éléments endocrines à grains fins, et l'un des plus typiques, *a*, à noyau rejeté au

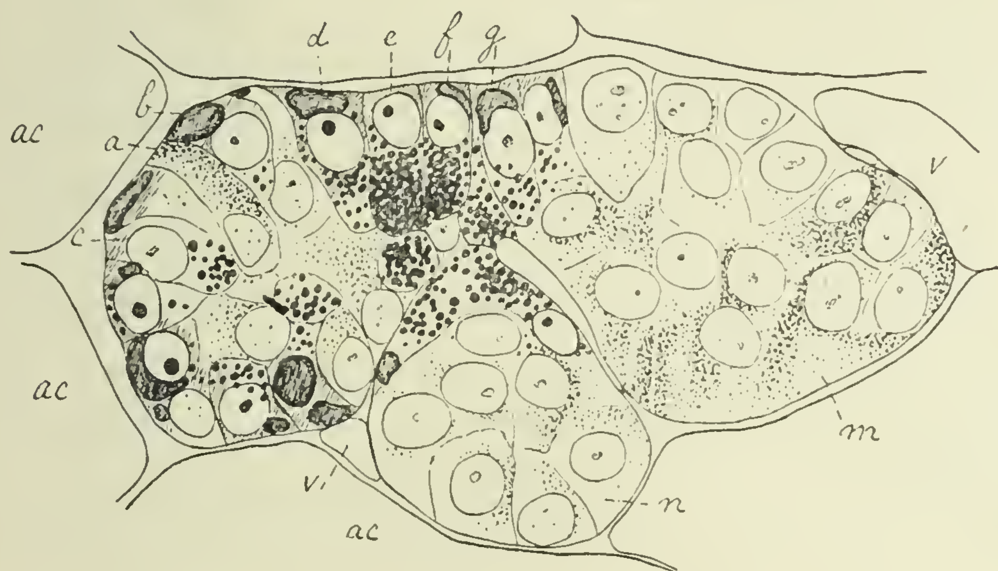


Fig. 13. — Un petit îlot entier, entouré d'acini, *ac*, de toutes parts: en *m*, *n*, 2 cordons endocrines avec leurs grains; à gauche ils se continuent avec une portion en voie de transformation, où des éléments endocrines, *a*, sont mêlés à des éléments de transition, *b*, *c*, et à des éléments exocrines nets, *d*, *e*, *f*, *g* ; *v*, capillaire. — Liquide de Zenker, hématoxyline au fer.

sommet, privé de nucléole, se trouve précisément encastré entre les cellules *b* et *c*.

Nous ne pouvons donc admettre avec Diamare (18, 19) qu'il y a simple engrènement réciproque d'acini et de cordons. Au contraire, nous apercevons à chaque instant des exemples d'un mélange intime des deux tissus, d'une continuité évidente entre les cordons à lumière effacée, les canaux excréteurs, et les acini.

Ces rapports semblent même ici soumis à certaines règles, assez précises. Le cordon d'îlot peut faire suite à un véritable tube acineux; pourtant, très souvent, les cordons à lumière effacée semblent de préférence s'implanter directement sur un canal excréteur, dont ils représentent les rameaux collatéraux ou terminaux. Rayonnant à partir de ce point, ils se divisent et

s'anastomosent de façon répétée; mais, au pourtour de l'îlot, ils envoient presque fatalement, de place en place, des rameaux en cæcum qui ne trouvent plus à s'anastomoser et que nous pouvons considérer comme leurs culs-de-sac terminaux. Or la plupart de ces culs-de-sac sont chez le Naja, à leur extrémité au moins, de constitution acineuse; la plupart ont au moins une lunule de cellules à zymogène. De sorte que l'îlot se présente dans son ensemble comme un réseau serré de cordons à lumière effacée étroitement anastomosés, qui, souvent, partent directement d'un canal excréteur, et aboutissent à une série de culs-de-sac ou de lunules acineuses; de même que, dans la glande sous-maxillaire de l'Homme, par exemple, chaque branche muqueuse tubuleuse est coiffée à son extrémité soit par une lunule, soit par un véritable petit cul-de-sac séreux. Nous aurons à revenir sur ce plan d'ensemble très remarquable. Nous ferons simplement remarquer ici, en passant, qu'il se rapproche de la disposition décrite par Giannelli (17) chez le *Seps chalcides*. Nous soulignerons enfin ce fait que les culs-de-sac ou cupules acineuses terminales sécrètent régulièrement, puisque nous avons trouvé à leur intérieur le suc pancréatique coagulé, avec les mêmes caractères que dans les véritables acini. Ce suc s'engage dans les minces lumières effacées des cordons, qui lui servent de *voies d'excrétion*. Nous aurons plus tard à tirer parti de ces constatations.

Pour l'instant, nous n'avons plus qu'une question à examiner chez le Naja : Y trouve-t-on des images évidentes de transformation des deux variétés de tissu exocrine et endocrine l'une dans l'autre? Il suffit, croyons-nous, de revenir sur les figures que nous avons données plus haut, pour répondre à cette question. Lorsque, dans des coupes sériées, nous trouvons dans un cordon, et de préférence à la périphérie de l'îlot, quelquefois une seule cellule à zymogène, d'autres fois un groupe de deux ou trois, n'est-il pas au moins probable qu'elles représentent ce qui reste d'un acinus ayant subi la transformation endocrine? Et quand on rencontre en certains points, comme dans la figure 13, un mélange intime des deux sortes de cellules, avec éléments de transition évidents, la seule présence de ces éléments n'est-elle

pas une preuve de la métamorphose? Mais nous n'avons pas à nous engager ici dans une discussion dont la place naturelle se trouvera plus loin. Nous attirerons simplement encore l'attention sur quelques autres formes de transition que nous avons observées après l'emploi du liquide D, et de l'hématoxyline au fer. En certains points, les dernières cellules d'un cordon, en contact avec des éléments à zymogène, sont aussi régulièrement que ceux-ci ordonnées autour de la lumière, et arrivent largement jusqu'à elle. Elles n'ont qu'un semis discret de très fins granules, souvent plus nombreux au sommet qu'à la base. Ailleurs, aux mêmes points de contact, les cellules à zymogène diffèrent notablement des voisines. Elles ont un corpuscule paranucléaire très petit, un protoplasme basal bien moins coloré, non feuilleté, parsemé de très petites vacuoles, et aussi de quelques grains très fins. Les véritables grains de zymogène y sont fort peu abondants, réduits quelquefois à 2 ou 3. Ne sont-ce pas, là encore, des éléments de transition dont la présence ne peut guère s'expliquer que par la transformation du tissu exocrine en tissu endocrine?

En résumé, chez le Naja, les îlots de Langerhans ne diffèrent guère de ceux de la Vipère que par leurs cordons plus largement anastomosés, et par la présence d'une lumière plus nette dans la plupart de ces cordons. Au pourtour de l'îlot, ils sont assez régulièrement coiffés de portions acineuses en forme de calottes ou de culs-de-sac. Ici enfin nous avons noté : l'excentricité fréquente des tiges centro-acineuses et des lumières, reportées à la périphérie des cordons, — la greffe directe de ces cordons à lumière effacée sur des canaux excréteurs d'assez fort calibre, — l'existence nette de deux variétés de cellules endocrines, ou plutôt de deux stades — l'existence d'un beau paranucléus dans les cellules à zymogène, etc.

LE PANCRÉAS DE LA COULEUVRE A COLLIER (TROPIDONOTUS NATRIX)

Au regard des deux espèces que nous venons d'étudier, la Couleuvre peut être considérée comme un animal de laboratoire. Aussi avons-nous pu nous procurer une quarantaine d'individus vivants, qui ont été utilisés de diverses façons, et pourrons-nous ici essayer de suivre les modifications du tissu pancréatique en ses différents stades fonctionnels. Nous passerons rapidement sur les faits qui ne font que confirmer ce que nous a appris l'étude de la Vipère et du Naja; nous insisterons davantage sur les différences, ou sur les points qu'un matériel plus abondant nous a permis d'approfondir. Nous avons pu faire des injections vasculaires au bleu de Prusse, au nitrate d'argent, employer la méthode de Golgi, les dissociations après action de l'acide osmique ou du liquide de Müller, et aux méthodes de fixation déjà utilisées ajouter le liquide J (voir *Archives d'Anatomie microscopique*, t. IV, p. 160), le liquide de Bouin, etc., multiplier aussi les méthodes de coloration [1].

Le pancréas de la Couleuvre est en forme de bouclier aplati, embrassant le pylore, rarement aussi nettement cordiforme que celui de la Vipère. Comme ce dernier il porte la rate, petite, mamelonnée, sertie dans son bord supérieur élargi et échancré. Il est d'un blanc jaune sale, opaque, plus ou moins rosé pendant la digestion. Il devient gris brun clair, nuancé de rose, translucide, chez l'animal à jeun depuis quelque temps, mais cette translucidité ne nous a jamais paru aussi marquée que chez certaines Vipères.

L'appareil excréteur paraît avoir les mêmes dispositions générales, autant que nous pouvons en juger par l'étude de coupes sériées de fœtus âgés. Chez l'adulte, on voit nettement aussi les canaux hépatiques et cystique perforer le bouclier pancréatique

1. D'une façon générale le pancréas de la Couleuvre est plus difficile à bien fixer que celui des deux animaux précédents.

d'outre en outre un peu au-dessous de son milieu, pour venir se jeter dans le duodénum.

Nous décrirons la structure du pancréas en prenant d'abord comme type une Couleuvre adulte à jeun depuis 6 jours (Couleuvre H, voir le tableau de la page 329).

Canaux excréteurs. — Nous avons peu à dire des canaux excréteurs. Ils sont construits sur le même type que chez le Naja : une tunique conjonctive mince, un épithélium prismatique simple assez élevé. Les éléments de cet épithélium ont le protoplasme clair caractéristique, avec quelques fins granules vers le sommet, qui est ici aplati à la période de repos, ne fait point voussure à la surface. Le noyau, allongé selon l'axe, un peu irrégulier, est également clair, a les mêmes caractères que précédemment, une membrane mince, des grains de chromatine petits, assez nombreux, plus rarement un très petit nucléole ou deux. On n'y voit point de corpuscule paranucléaire.

Les canaux excréteurs sont relativement peu nombreux, les cavités sécrétantes étant généralement tubuleuses, longues, ramifiées. Ici, comme chez le Naja, un très grand nombre d'acini se présentent comme des branches collatérales sessiles des canaux; et, comme ces derniers sont plus ou moins envahis par places par les cellules à zymogène, il est difficile, souvent impossible, de tracer une limite entre ce qui est canal et ce qui est acinus; nous allons trouver une série de transitions graduelles.

Sur presque tous les canaux excréteurs, même de large calibre, on peut rencontrer, de place en place, quelques-unes de ces cellules à zymogène, reconnaissables à leur gros volume, et à tous les caractères que nous rappellerons plus loin. Elles sont encastrées, éparses ou par petits groupes, entre les éléments prismatiques, tantôt venant du sommet toucher la lumière, tantôt rejetées en bordantes. Sur une coupe tangentielle (fig. 14 du texte) on retrouve entre elles, ou allant jusqu'au-devant d'elles dans le dernier cas (le plus rare), des canalicules intra-épithéliaux.

Mais sur certains conduits, comme chez le Naja, et bien plus souvent encore, ce mélange intime des deux sortes d'éléments

est plus marqué[1]. Envisageons un de ces canaux (parfois très réguliers de calibre et de trajet), d'abord à son extrémité terminale, puis le long de son parcours.

Au niveau de ses branches terminales ou de quelques grosses collatérales, le nombre des cellules à zymogène augmente tellement par places, que ces éléments deviennent dominants ; et, si ce n'était le calibre plus large, le trajet moins sinueux, il n'y aurait guère de raisons pour continuer à considérer ces segments comme des voies d'excrétion. Un peu plus loin, définitivement ou par places seulement, ces caractères eux-

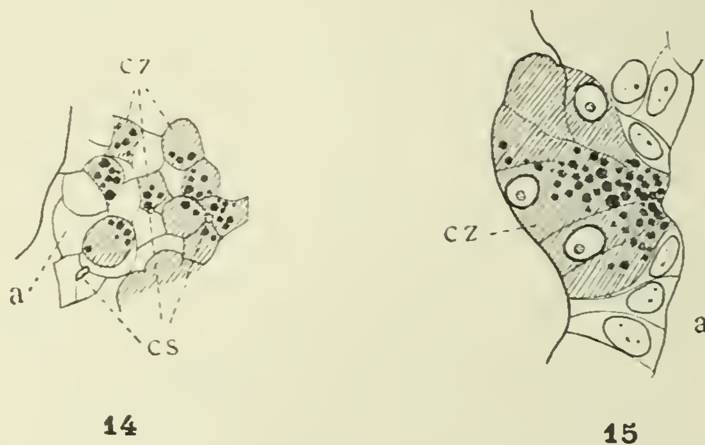


Fig. 14. — *Couleuvre.* — Coupe tangentielle à travers l'épithélium (partie apicale) d'un canal excréteur portant parmi ses éléments prismatiques clairs de nombreuses cellules à zymogène *cz*, isolées ou en petits groupes ; *cs*, *cs*, capillaires de sécrétion.

Fig. 15. — Petit acinus, encore intra-épithélial, en voie de différenciation sur le même canal ; *a*, cellules prismatiques claires de l'épithélium de revêtement.

(Pour les 2 coupes, liquide D, hématoxyline au fer.)

mêmes disparaissent; les cellules à zymogène augmentent encore de nombre, et ce n'est plus que d'une façon toute conventionnelle qu'on peut appeler telle partie canal, telle autre acinus : le rameau devient insensiblement un long acinus tubuleux. Il commence à mériter mieux ce dernier nom quand les cellules claires, diminuées de nombre, mais formant encore une rangée continue ou presque continue autour d'une lumière plus étroite, ne restent plus que par places en contact avec la membrane propre par une large base, perdent pied sur cette membrane, pour ainsi dire, s'effilent de ce côté pour devenir pyramidales : ce sont maintenant des centro-acineuses.

Le long du parcours de ce même collecteur, plus en aval,

1. Dans la région juxta-splénique surtout, c'est-à-dire vers l'extrémité de l'arbre excréteur, la plupart des canaux ont plus ou moins ces caractères; mais tous ne sont pas bourgeonnants, comme celui que nous allons décrire.

nous trouvons des transitions aussi ménagées, mais d'un autre genre : il porte toute une série d'acini jeunes en voie de différenciation, à des stades divers. Nous venons de voir que les cellules à zymogène se retrouvaient en tous les points de la paroi, isolées ou par petits groupes. Ces groupes peuvent être bien limités, et affecter une disposition toute particulière. Voici par exemple (fig. 15 du texte) un petit amas de ces éléments, qui apparaissent sur la coupe disposés en éventail. Leurs bases réunies bombent à la surface externe du canal, y déterminent une bosselure bien limitée. A la pointe de l'éventail, les cellules viennent par leur zone apicale, jusqu'à la lumière, border une légère dépression de la surface interne du canal. Dans son ensemble, comme le montre la série des coupes, le groupe d'éléments sécréteurs représente un secteur de sphère encastré dans l'épithélium de revêtement : c'est une sorte d'acinus rudimentaire intra-épithélial. Que ses éléments prolifèrent, que la saillie extérieure s'exagère, que la membrane propre s'insinue entre un tel groupe et les éléments du canal, et nous aurons un véritable petit acinus sessile, bien distinct de la paroi du tube, dont il constituera une invagination. C'est ce que nous retrouvons ailleurs avec la plus grande netteté dans la figure 16, puisque nous avons toute la série des coupes intéressant un de ces culs-de-sac sécréteurs. Une de ces images isolées, 5 par exemple, doit souvent, quand on suit la série, être interprétée comme le point d'insertion, coupé obliquement, d'un acinus sessile beaucoup plus long, et qu'on retrouve sur les coupes suivantes : il n'en peut être de même ici, puisque nous avons la série complète. On voit que les cellules claires elles-mêmes ont pris part à l'invagination, pour constituer une petite tige centro-acineuse, qui suit la lumière du cul-de-sac jusque vers son extrémité.

On trouve le long du canal toute une série d'acini du même genre, toujours sessiles, mais à divers états de développement, jusqu'à la forme tubuleuse très allongée. Nous sommes ainsi arrivés graduellement à la description des cavités sécrétantes les plus nombreuses, de celles qui forment la masse de l'organe.

Les acini. — Les acini présentent la même diversité de taille et de forme que chez les espèces précédentes. Ils sont générale-

ment tubuleux, allongés, tortueux et ramifiés. La figure 1, planche XII, prise chez un sujet où les lumières sont imprégnées par la méthode de Golgi, donnera une idée de la richesse de cette ramification, surtout si l'on considère l'acinus *a*, vu presque en son entier, qui vient s'insérer directement à droite

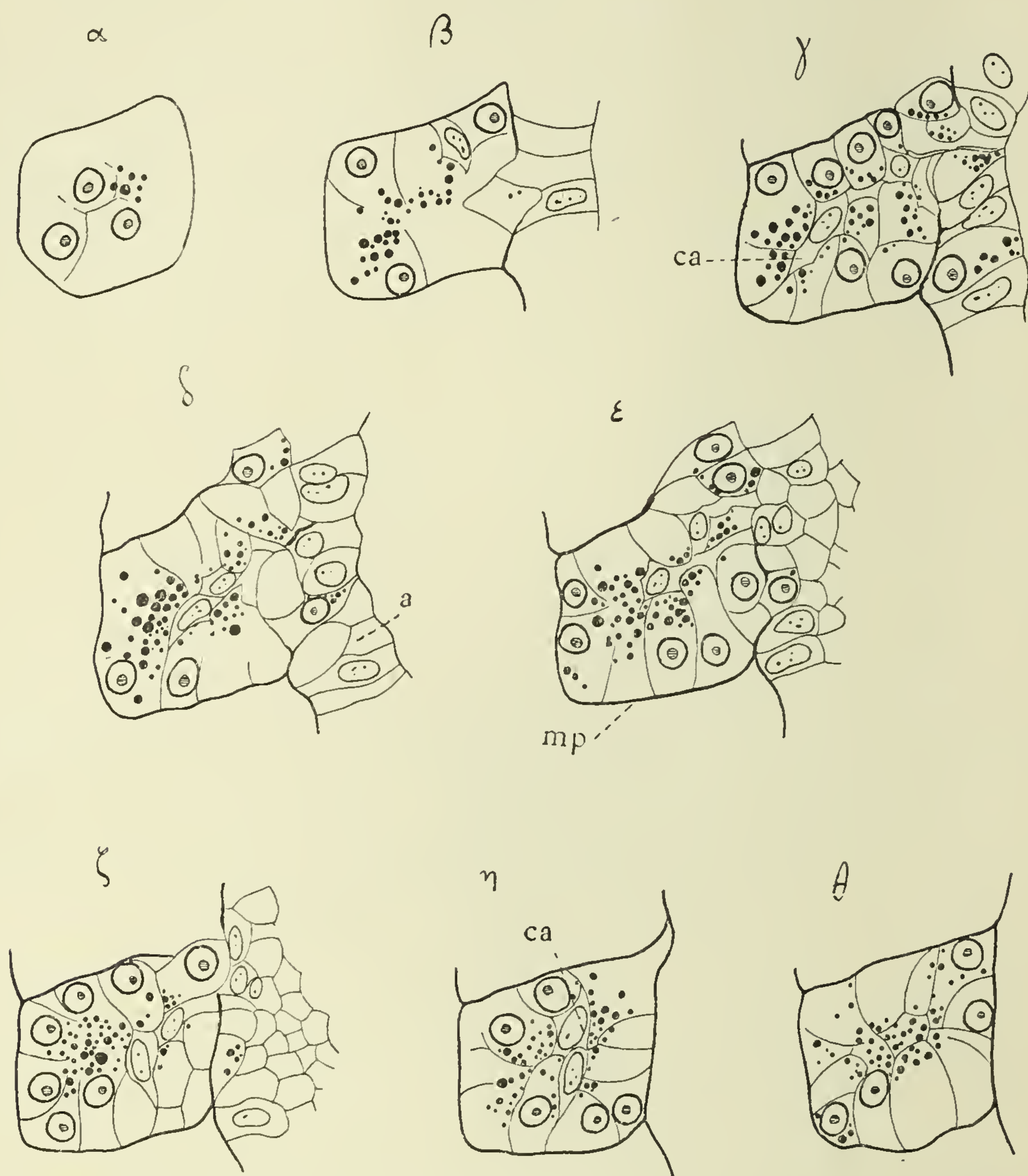


Fig. 16. — Huit coupes sériées successives à travers un petit acinus cubique, sessile sur le même canal qui a fourni les figures 14 et 15. — *Ca*, centro-acineuses ; *mp*, membrane propre, très marquée ; *a*, épithélium de revêtement du canal ; partout ailleurs que sur β, γ, δ, il est coupé tangentiellement. — La première et la dernière coupe de l'acinus sont également tangentielles ; il n'allait pas au delà. — Liquide D, hématoxyline au fer.

sur le canal excréteur *ce*. Assez larges, ces acini portent à leur surface une foule de bosselures qui représentent des sortes de très courts rameaux. En suivant le contour extérieur, on soupçonnerait quelquefois à peine l'existence de ces rameaux, car souvent, entre deux voisins, la membrane propre ne se replie qu'à une courte distance, souvent même elle ne pénètre pas. Mais on voit au niveau de chacun d'eux la lumière envoyer un

rameau collatéral; la tige centro-acineuse creuse qui l'entoure fait de même; autour d'elles les cellules s'ordonnent radiairement, et l'on a, sous une membrane propre unie ne faisant aucun pli, deux petits culs-de-sac adossés. Ces aspects de lobation incomplète sont très fréquents (*a*, fig. 17, 18 du texte).

A côté de ces larges cavités sécrétantes tubuleuses, on peut rencontrer, comme nous l'avons vu plus haut, des acini très petits, de simples culs-de-sac sécréteurs plus ou moins différenciés, dont beaucoup représentent évidemment des formes jeunes.

Cellules principales. — Examinées sur les coupes, ou, mieux encore, après dissociation extemporanée à l'acide osmique, les *cellules principales*, ou *cellules à zymogène*, se présentent comme de petits blocs de formes très variées, mais se rapprochant toujours plus ou moins de celle de la pyramide, du tronc de pyramide, ou du coin. Après fixation au liquide J, le protoplasme apparaît homogène, parfois feuilleté vers la base, et se colore vivement en gris fer foncé, un peu violacé, par l'hématoxyline au fer, en rouge violacé par safranine-gentiane-orange. Les grains de zymogène sont peu abondants sur l'animal choisi comme type de description; ils sont en général assez petits et clairsemés; des acini entiers n'ont que quelques grains épars. Ils tendent à se grouper de préférence dans la zone apicale, arrivant, en certains éléments, à remplir environ la moitié de la hauteur. Mais il faut se rappeler que nous sommes ici en présence d'un animal à jeun. En pleine digestion, nous les trouverons plus gros et plus nombreux, souvent aussi volumineux que chez la Vipère. Le liquide J les fixe assez bien en général, partout où il pénètre. Ils se laissent alors colorer en brun violet foncé par l'hématoxyline au fer, en rouge rubis entouré d'un cercle violet par la triple coloration de Flemming (pl. XI, fig. 2).

Le *noyau* a les caractères ordinaires. Il est gros, assez régulièrement arrondi, avec membrane épaisse, très gros nucléole central acidophile, généralement entouré d'une mince couronne irrégulière de massettes ou grains de nucléine basophiles, d'où rayonne un réticulum très lâche de linine, portant de très

petits grains de nucléine; de sorte que, dans son ensemble, le noyau paraît clair, presque homogène là où l'action de l'acide osmique a été trop vive, ne laissant guère apercevoir que son nucléole.

Après fixation au liquide J, le *corpuscule paranucléaire* est masqué dans la zone la mieux fixée, mais vers la limite de cette zone, il tranche en plus foncé sur le cytoplasme, et reste homogène, alors que celui-ci commence à se vacuoliser finement. Il garde, en plus foncé, la même couleur que ce cytoplasme par les deux colorants cités. Les contours sont un peu estompés. Il embrasse généralement le côté basal du noyau, sous la forme d'un épais croissant. On y remarque parfois quelque strates plus claires et plus sombres alternantes. Après la fixation par le liquide de Flemming il tranche mieux encore sur le protoplasme devenu clair, vacuolisé et granuleux. Très réfringent toujours, mais à contours plus nets, il se colore maintenant en rouge foncé légèrement pourpre par safranine-gentiane-orange, en sépia foncée, presque noire, par l'hématoxyline au fer. Le liquide de Bouin, celui de Zenker, employés comme fixants, leur donnent le même relief.

Par les dissociations extemporanées dans le sérum faiblement iodé, on obtient parfois des paranucléi isolés sous forme de corps arrondis, assez réfringents. Dans les dissociations par l'acide osmique, on les voit apparaître dans la base de la cellule isolée, sur les côtés latéraux ou basal du noyau, comme une tache claire mal limitée, respectée par les grains. Si les cellules elles-mêmes ont été brisées, on trouve un grand nombre de paranucléi flottants dans le liquide à côté de noyaux libres, ou encore adhérents à ces noyaux, quelquefois à demi séparés par une mince fente. La plupart sont en forme de calotte épaisse, homogène, réfringente. Sur un animal à jeun depuis beaucoup plus longtemps (plus de 41 jours, Couleuvre X), les paranucléi s'isolaient beaucoup plus facilement encore, et étaient plus gros, remplissant parfois la cellule presque à moitié. On peut facilement alors les faire rouler dans le liquide, et les examiner sur toutes leurs faces. La plupart sont encore en forme de calottes ou cupules, mais très épaisses, à bords

représentant un épais bourrelet. D'autres sont plutôt des ovoïdes ou segments d'ovoïdes, excavés du côté adhérent au noyau. Souvent ils sont plus volumineux que ce noyau même, qu'ils abritent dans une cavité cupuliforme largement ouverte. Un bon nombre se décomposent en feuillets ou lamelles concentriques au noyau, et qui tendent à s'écarter les unes des autres.

A de rares exceptions près (dans les zones péri-insulaires), toutes les cellules à zymogène de ces deux sujets, qu'elles fissent partie d'un acinus ou d'un canal, contenaient un paranucléus, et elles seules en contenaient.

Cellules centro-acineuses. — D'une façon générale, les *cellules centro-acineuses*, assez volumineuses, paraissent plus nombreuses chez la Couleuvre que chez la Vipère et chez le Naja. Elles ne manquent que tout à l'extrémité des culs-de-sac, ou plutôt d'un grand nombre d'entre eux. Partout ailleurs elles constituent, dans l'axe de l'acinus tubuleux, une tige continue ou à peu près continue, creusée d'une fine lumière qui par places affleure à sa surface, tangentielle, sous forme de simple gouttière. Cette lumière (sur l'animal à jeun de six jours) est généralement vide.

Les centro-acineuses ont même structure, même cytoplasme d'aspect très finement granuleux, tranchant en clair sur celui des cellules principales, même noyau allongé que les cellules des canaux. Comme forme on trouve trois variétés principales : — 1° cellules centrales, polyédriques, plus ou moins régulières, qui tendent à s'étoiler, à envoyer entre les cellules principales des expansions filiformes ou lamelleuses larges à la base; un certain nombre d'entre elles sont allongées dans le sens de l'axe du tube sécréteur, leur noyau étant dirigé dans le même sens; la plupart au contraire ont leur grand diamètre et leur noyau perpendiculaires à la direction de la lumière, sont très généralement en forme de pyramides allongées ayant leur base tournée vers la lumière, leur pointe vers la propria, et pouvant y atteindre; — 2° cellules prismatiques, traversant l'épithélium dans toute sa hauteur; — 3° cellules en coin de Podwyssotski, adossées au contraire par leur base contre la propria.

Les cellules de la première variété sont de beaucoup les plus nombreuses. Isolées par dissociation, elles montrent le plus souvent une base taillée à facettes multiples, par où elles s'assemblent entre elles, un corps étoilé ou pyramidal, généralement aplati, dont les surfaces se courbent, s'excavent pour embrasser la convexité des cellules principales voisines, dont les arêtes se prolongent souvent en pointes, ou en ailes membraneuses, qui s'insinuent entre elles. Quelquefois c'est une pyramide à deux pointes, coiffant plus ou moins une cellule à zymogène. Elles semblent servir de conductrices aux canalicules intra-épithéliaux, relativement peu abondants, généralement creusés en gouttière à leur surface [1].

Sur une coupe transversale de la cavité sécrétante, elles forment souvent une image très élégante, s'adossant par leurs bases au nombre de 3 à 5 pour constituer une sorte d'étoile ou de rosette très découpée, à folioles en fer de lance, qui se détache en clair vers le milieu de l'acinus, et qui contient elle-même en son centre la fine lumière (fig. 17 du texte).

Sur une coupe longitudinale de l'acinus, c'est bien une véritable tige centro-acineuse, continue et claire, que l'on aperçoit, souvent au moins. Elle apparaît comme barbelée, du fait des nombreuses ailes ou sommets de pyramides divergentes, qui s'en détachent. Chacune de ces minces pyramides ressemble assez bien une aiguille à cristalline, insérée par une extrémité sur le fil qui a servi de point de départ à la cristallisation, et la tige centro-acineuse entière (fig. 18) rappelle une branche de ces « arbres de Saturne » si délicats, que l'on obtient en faisant, par l'intervention du zinc, précipiter en cristaux le plomb d'une solution d'acétate.

Quand on suit ces tiges sur une assez longue série de coupes transversales, on voit par places, de la rosette centrale, se détacher une foliole plus longue, qui conserve toute sa largeur pour venir s'insérer jusque sur la propria : c'est une cellule prismatique. Parfois, il en apparaît tout un groupe, et, par un de ses côtés, la paroi de l'acinus est une véritable paroi de canal

1. Pourtant on trouve de ces canalicules au delà, entre les cellules principales elles-mêmes.

excréteur (fig. 17, acinus de droite). Si le processus se généralise à tout le pourtour, nous avons devant nous un canal complet, mais dans la paroi duquel peuvent persister ou reparaître un nombre plus ou moins considérable d'éléments à zymogène.

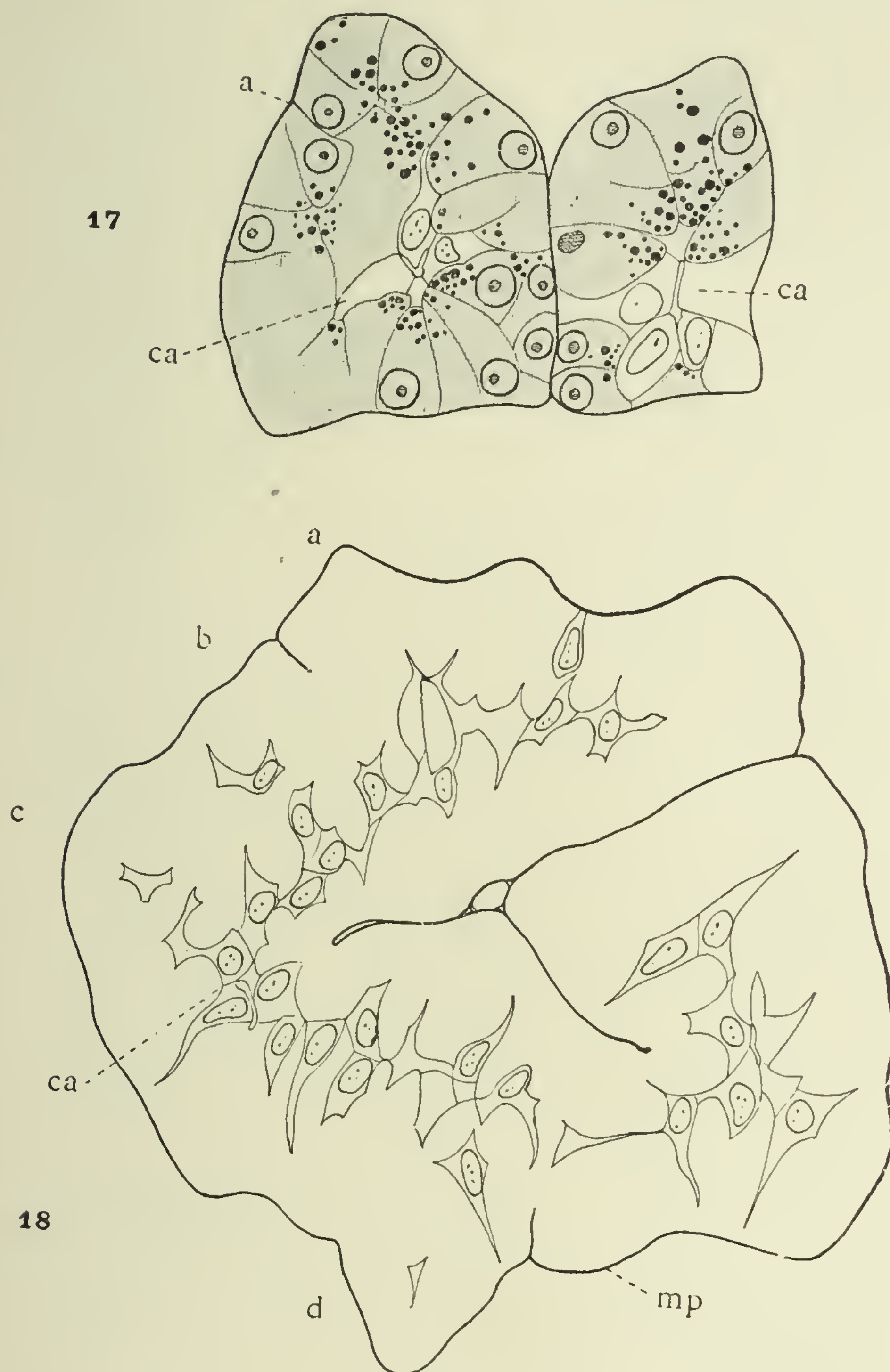


Fig. 17. — Coupe transversale de 2 acini voisins, l'un offrant une belle rosette centro-acineuse en son milieu, *ca*, avec lumière et 2 capillaires de sécrétion qui en partent; l'autre formant transition ménagée au canal excréteur, avec centro-acineuses qui viennent s'insérer jusque sur la propria. — Dans le 1[er], en *a*, adossement de deux petits culs-de-sac latéraux, à peine ébauchés, sous la membrane propre qui ne pénètre pas entre eux.

Fig. 18. — Coupe longitudinale d'un acinus voisin, montrant la tige centro-acineuse en long et des bosselures avec adossements analogues en *a*, *b*, *c*, *d*.

(Pour les 2 coupes, liquide D, hématoxyline au fer.)

Nous revenons donc à notre point de départ : les transitions sont très souvent insensibles entre acini et canaux excréteurs. Elles sont insensibles aussi entre cellules centro-acineuses et cellules

de revêtement des canaux, qui représentent deux variétés d'une même espèce, variétés si peu différentes que la forme prismatique, caractéristique de la cellule du canal, peut reparaître au loin dans la profondeur de l'acinus. S'il reste encore à l'heure actuelle des histologistes non convaincus de la nature épithéliale des centro-acineuses, on ne saurait trop leur recommander l'étude du pancréas des Ophidiens, et particulièrement de celui de la Couleuvre. Leur continuité et leur analogie avec les éléments des canaux sont si évidentes ici, que nous proposerons pour les deux variétés un nom commun, celui de *cellules de charpente* ou de *cellules canalisantes*. Ce dernier nom leur conviendra particulièrement, puisque ce sont elles qui partout assurent la continuité des voies d'excrétion, depuis les plus larges d'entre ces dernières jusqu'aux fins capillaires de sécrétion ou canalicules intra-épithéliaux.

Les îlots endocrines. — Si l'on ouvre une Couleuvre encore vivante, ou immédiatement après l'avoir tuée, on peut généralement, comme chez la Vipère, reconnaître à la surface de son pancréas les îlots endocrines à l'œil nu. Souvent difficile pendant la digestion, alors que la glande chargée de zymogène devient plus opaque, cette constatation devient en général très aisée sur l'animal à jeun depuis un certain temps, les îlots tranchant comme des amas blanchâtres, opaques, sur le fond translucide gris brun rosé de l'organe. Ils sont distribués comme chez la Vipère, c'est-à-dire qu'on en peut trouver de petits dans toute l'étendue de l'organe, mais qu'ils deviennent particulièrement gros et abondants au voisinage du bord antérieur, formant quelquefois à la rate, sertie dans ce bord, une collerette complète ou à peu près complète.

Sur les coupes, on retrouve facilement les plus gros à l'œil nu, et on peut les mettre en évidence de la même façon que précédemment. Nous recommandons particulièrement l'emploi de la triple coloration safranine-gentiane-orange, après fixation par le liquide J. Cette méthode permet non seulement de les chercher facilement, grâce à la coloration spécifique d'un beau violet qu'ils doivent à leurs grains, mais encore d'étudier en détail leurs éléments, et les connexions des

portions exocrines et endocrines. Nous avons obtenu des résultats encore plus précis sur quelques préparations, en combinant ce procédé avec la décoloration par le vert lumière selon la méthode de Benda. Le fond de la préparation, formé par les cellules principales d'acini, prend une teinte verte sur laquelle tranchent les grains de zymogène en rouge sombre, et les grains endocrines en violet[1]. L'hématoxyline au fer est aussi précieuse que précédemment, mais ne donne pas de coloration spécifique du tissu endocrine.

Il est très commode aussi, pour chercher les îlots et même pour en étudier les détails, de colorer (après liq. J, liq. de Flemming, liq. de Bouin) par la méthode au carmin d'indigo picrique, ou picro-indigo-carmin, indiquée par **Ramon y Cajal**, et qu'on emploie assez généralement suivant la formule de **Borrel**[2] (*Annales de l'Institut Pasteur*), précédée de coloration au magenta. Nous préférons, avec notre collègue **Curtis**, colorer d'abord à la safranine-aniline[3]. Nous trouvons encore souvent avantage à augmenter la dose d'acide picrique (jusqu'à 4 à 5 volumes contre 1 de la solution d'indigo). On obtient ainsi un fond jaune verdâtre sur lequel les grains de zymogène tranchent vivement, les grains endocrines un peu moins. Enfin, pour la simple recherche des îlots, on peut encore employer la thionine picriquée, recommandée par **Tribondeau** et **Grand-Moursel** (36).

Les îlots de Langerhans ont, chez la Couleuvre comme chez les animaux précédents, les *tailles* les plus diverses; certains atteignant plusieurs millimètres de longueur, et quelquefois de largeur, d'autres étant microscopiques et réduits à quelques cellules. Leur *forme* est aussi variée. Assez généralement elle est arrondie ou en bâtonnet. Mais quelques-uns sont en sablier,

1. Les paranucléi, là où ils sont bien visibles, se colorent en vert plus foncé, avec une légère teinte violacée; le protoplasme des cellules endocrines se colore en vert plus clair.

2. Acide picrique en solution aqueuse saturée, 1 volume — solution aqueuse forte de carmin d'indigo, 2 volumes.

3. De 3 heures à 24 heures après les mélanges osmiés, 20 à 40 minutes après le sublimé; lavage à l'eau; coloration au picro-indigo-carmin (formule de **Borrel**), 5 minutes; lavage à l'eau; alcool absolu; différenciation rapide à l'essence de girofles. Nous employons la solution de carmin d'indigo à 1 p. 100.

ou moniliformes, ou incurvés, repliés de différentes façons. Ailleurs ils sont ramifiés, étoilés, se hérissent de pointes et de prolongements; ils méritent bien alors le nom de champs racémeux sous lequel les désignaient Giannelli et Giacomini (14). Leur *limitation* est assez nette en certaines portions de leur périphérie, bien qu'il n'y ait aucune espèce de capsule, mais souvent on y trouve des transitions au tissu exocrine voisin.

Nous avons pu ici faire des injections par l'aorte avec de la gélatine au bleu de Prusse, et nous rendre mieux compte de la disposition des *vaisseaux*. Les images qu'on obtient sont à peu de chose près les mêmes que chez les Mammifères. C'est-à-dire que, dans le tissu exocrine, le réseau capillaire est à larges mailles, et les vaisseaux constituants étroits laissent à peine passer une hématie. Au contraire, dans les îlots, le réseau est beaucoup plus serré [1], et les capillaires plus larges (de 2 à 3 fois) admettent plusieurs hématies de front. Il n'y a pas d'artérioles spécialement destinées aux îlots, ou du moins, ce n'est pas la règle; le réseau capillaire forme à travers le pancréas un tout continu, qui prend seulement des caractères particuliers au niveau du tissu endocrine. La modification coïncide assez exactement avec la limite de l'îlot, et les sortes de taches formées, sur une coupe épaisse, par le réseau plus grossier et à mailles plus serrées des capillaires élargis, se superposent exactement à la surface occupée par les éléments endocrines. Un coup d'œil sur une de ces coupes injectées, un peu épaisses, montre le contour et la distribution des îlots presque aussi exactement que l'emploi des colorants appropriés.

Il existe cependant quelques différences avec l'appareil vasculaire des îlots de Mammifères. Le réseau est ici beaucoup plus régulier, les vaisseaux sont moins tortueux, leur calibre plus égal. On n'y trouve pas en général de cæcums ou d'ampoules vasculaires. Cette régularité plus grande n'est-elle pas simplement l'indice d'une durée plus longue, de transformations moins rapides des îlots des Ophidiens, les vaisseaux y ayant amplement le temps de s'adapter aux dispositions nouvelles?

1. Le rapport est presque du simple au double.

L'étroitesse plus grande des mailles vasculaires du tissu endocrine implique un plus grand nombre de vaisseaux, et par conséquent la formation de nouveaux capillaires lors de la transformation du tissu exocrine en tissu endocrine; cela met encore en évidence le remaniement de la glande par les vaisseaux à ce moment.

Enfin il faut signaler une disposition toute particulière en certains points. Nous avons déjà décrit chez la Vipère l'aspect feuilleté de certains îlots, à cordons et à vaisseaux parallèles. Chez la Couleuvre, les injections montrent de très nets exemples de cette disposition (retrouvée aussi chez le Naja). Ces îlots sont généralement allongés; cordons et vaisseaux, régulièrement orientés, les traversent d'un bord à l'autre, dans le sens de la largeur, de manière à figurer sur la coupe une série d'échelons, d'où le nom d'îlots à *disposition scalariforme* que nous leur donnerons. Les mailles du réseau capillaire y deviennent très allongées; les branches principales courant parallèlement à l'axe des cordons, à peine sinueuses, et étant reliées de place en place par de courts rameaux transversaux ou obliques, souvent très courbes. Chaque cordon est ainsi étroitement entouré d'un lacis à mailles longitudinales. La disposition scalariforme n'existe souvent que sur certains points des îlots [1].

Les *cordons* [2] constituants des îlots, souvent à peine plus larges que les acini, sont, comme chez le Naja, très irréguliers, très serrés, anastomosés entre eux presque partout où un capil-

1. Une question nous intéressait particulièrement, que nous n'avons pu encore résoudre, n'ayant pratiqué qu'un petit nombre d'injections au nitrate d'argent : les capillaires des îlots n'ont-ils pas, à la façon de ceux du foie, une paroi embryonnaire, non décomposable en territoires cellulaires nitratables? Cela nous semblait assez vraisemblable. Malheureusement, jusqu'ici, nous n'avons pu obtenir, dans le tissu exocrine comme dans l'endocrine, que de très courtes portions de capillaires bien nitratées, à la suite des artères. Nous ne savons si nous devons attribuer ce résultat à une imprégnation incomplète, ou à ce fait que la presque totalité des capillaires du pancréas aurait la structure embryonnaire. La bonne imprégnation des artérioles serait en faveur de cette dernière interprétation. mais nos quelques injections sont trop incomplètement réussies pour nous permettre de la défendre plus vivement. Pour des capillaires en perpétuel remaniement cette structure semble toute naturelle.

2. Les cordons des Ophidiens nous paraissent posséder une membrane propre. Il est vrai que les noyaux que l'on trouve de place en place, interposés entre les lumières vasculaires et les cellules endocrines, semblent appartenir géné-

laire ne les sépare pas; ils sont donc un peu moins nettement individualisés que chez la Vipère[1]. Ils tendent à se grouper par lobes, à l'intérieur desquels les cordons sont aussi étroitement anastomosés que chez le Naja, mais entre lesquels on retrouve de longues fentes séparatrices. Leurs cellules ont une certaine tendance à gonfler (même un peu par le liquide J); il importe donc de choisir avec soin pour l'étude les points bien fixés : ce ne sont pas toujours ceux qui ont subi le plus directement l'action du réactif.

Les *cellules endocrines* sont souvent distribuées un peu irrégulièrement, sur plusieurs assises entremêlées, et n'offrent pas toujours la belle rangée périphérique en palissade que nous avons décrite chez la Vipère. Pourtant on peut toujours distinguer des *cellules marginales* (**Perdrigeat** et **Tribondeau**) plus régulières. Leur noyau se rapproche par la forme et la structure de celui des cellules centro-acineuses, bien qu'il soit en général plus gros, plus régulièrement ovoïde, plus pauvre en petits grains de chromatine, mais pourvu d'un nucléole assez marqué. Comme chez les autres Ophidiens, ces cellules sont surtout caractérisées par leurs grains, que nous avons pu étudier de plus près ici[1].

Le *grain de sécrétion interne* n'est évidemment ni un produit des réactifs, ni une granulation protoplasmique banale. Sur un pancréas vivant, si l'on détache aux ciseaux une tranche mince au niveau d'un gros îlot du bord juxta-splénique, si l'on dissocie et écrase légèrement cette tranche sans liquide additionnel, on met immédiatement en liberté une multitude de ces grains, qu'on voyait l'instant d'avant accumulés dans les cellules. Ce sont de très petites perles sphériques, brillantes, réfringentes, agitées de vifs mouvements browniens, semblables aux grains de zymogène, mais de plus petit volume. Ils mesurent en général moins de 1/2 μ, alors que le grain de Cl. Bernard peut atteindre 3 à 4 μ.

ralement à la paroi des vaisseaux. Il est vrai d'autre part que, les cordons s'anastomosant sur de larges surfaces, la membrane disparaît en ces points, et que son importance diminue dans l'îlot. Mais ailleurs elle nous semble persister, souvent au moins. Nous ferons encore quelques réserves à son sujet.

1. Nos observations relatives à ces grains ont déjà été en partie publiées dans la *Bibliographie anatomique*, 1899, p. 256 (**13**).

Dans le sérum très faiblement iodé ambré (liquide amniotique), la dissociation est plus facile. On obtient des cellules d'îlots entières isolées, intactes ou légèrement gonflées, bourrées d'une fine poussière de grains, et, à côté, beaucoup de ceux-ci flottent librement dans le liquide additionnel. La dissociation dans l'eau distillée donne à peu près les mêmes résultats, sauf que les cellules gonflent, se déforment et éclatent davantage. Les grains endocrines ne paraissent pas s'y dissoudre facilement; ils ont été retrouvés dans deux fragments conservés quarante-huit heures, l'un dans l'eau, l'autre dans la glycérine.

Par addition au bord de la lamelle, après dissociation dans l'eau ou le sérum, d'une goutte d'acide acétique au 1/100, pénétrant lentement, les grains de zymogène se dissolvent peu à peu et disparaissent. Les grains de sécrétion interne ne sont atteints que quand la majeure partie du zymogène a disparu. Ils pâlissent, diminuent de nombre et de volume, semblent de moins en moins serrés dans les cellules. L'addition d'une goutte d'acide acétique glacial pur dissout presque instantanément le zymogène, et fait ressortir un moment les îlots qui tranchent en plus sombre grâce à leurs grains conservés. Puis soudain ceux-ci pâlissent aussi. Ils sont donc dissous par l'acide acétique, mais plus difficilement que les grains de zymogène, bien qu'ils soient plus petits. De là vient sans doute que, dans les fragments fixés au liquide de Flemming fort, sur l'adulte, les premiers sont assez généralement conservés, grâce à l'action neutralisante de l'acide osmique, les seconds, plus sensibles, sont généralement dissous. En diminuant la dose d'acide acétique (liq. A, liq. D, liq. J), on arrive à les fixer aussi, en majeure partie au moins. De même le liquide de Bouin fixe très incomplètement le zymogène, et conserve généralement bien, au contraire, le grain endocrine mûr.

Une goutte de potasse caustique à 4 p. 100, ajoutée au bord de la lamelle, et pénétrant lentement, fait pâlir puis dissout tous les grains qu'elle atteint, et d'autant plus vite qu'ils sont plus petits. Ici les grains de sécrétion interne disparaissent donc les premiers.

Le sublimé (saturé salé), le liquide de Zenker, l'acide osmique

pur à 2 p. 100, fixent bien les deux sortes de grains jusqu'à une certaine profondeur. Le dernier les brunit.

Les grains des deux sortes peuvent être considérés comme éosinophiles, puisque sur les coupes, par la double coloration hémalun-éosine, c'est l'éosine dont ils s'emparent, mais assez faiblement. On peut aussi y substituer l'orangé. Les uns et les autres sont vivement safraninophiles. Pourtant on peut, comme nous l'avons déjà vu, obtenir des réactions colorées spécifiques. C'est surtout la vive affinité des grains endocrines pour le violet de gentiane qui permet de le différencier de celui de zymogène, puisqu'on l'obtient en beau violet, quelquefois légèrement pourpré (surtout s'il est un peu gros), par la simple coloration safranine-gentiane-orange. D'autres colorants nous ont aussi donné des nuances plus ou moins différentes.

Grâce à ces réactions, on peut considérer le grain endocrine comme constitué par une substance très voisine du zymogène, mais probablement non identique. La résistance plus grande à l'acide acétique, l'élection spécifique pour le violet de gentiane semblent plaider cette non-identité. Pourtant, il faut remarquer que les différences de taille peuvent expliquer jusqu'à un certain point ces différences de réactions. Les grains de zymogène jeunes, ceux de l'embryon par exemple, sont plus résistants à l'acide acétique, se fixent généralement par le liquide de Flemming. D'autre part la triple coloration safranine-gentiane-orange teignait en rouge le grain de Cl. Bernard, sauf une mince coque périphérique qui prend le violet; plus le grain est petit, plus cette coque augmente d'importance relative, et finit par masquer plus ou moins le rouge; inversement dans certains gros grains endocrines rares on retrouve un centre rouge (pl. XI, fig. 9, 10). Mais plusieurs raisons nous engagent à admettre une certaine différence de constitution. C'est d'abord ce fait que nous avons trouvé les plus gros grains endocrines dont nous venons de parler généralement conservés sur des pièces fixées au liquide de Flemming, où tout le zymogène avait disparu (ou laissant parfois à leur place, comme nous le verrons plus loin, une substance d'aspect spécial). Or il s'agissait précisément d'animaux à jeun depuis très longtemps, où, comme le montraient les fragments

fixés au liquide J ou à l'acide osmique, les grains de Cl. Bernard, très peu nombreux, étaient plus petits que beaucoup de ces grains endocrines. Si ce n'était qu'une question de taille, ils auraient dû disparaître les premiers sous l'action du réactif. Enfin la nécessité pour le grain de zymogène de se dissoudre au moment de la transformation de la cellule exocrine en cellule endocrine, pour reparaître sous forme de plus petits granules (nécessité que nous avons constatée depuis longtemps chez l'Homme, le Mouton), semble bien impliquer qu'une transformation chimique de la substance est, elle aussi, nécessaire. Sans cela comment expliquer le but de cette dissolution?

Comme chez le Naja (pl. XI, fig. 7 et 9), on peut distinguer chez la Couleuvre, deux *variétés de grains*, et par conséquent deux *variétés de cellules*, celles à grains simplement fins, et celles à grains très fins. Mais ici la distinction est un peu moins tranchée, les grains dès leur appariton atteignant d'emblée, semble-t-il, une taille plus considérable. Ce sont évidemment en effet deux stades dans la formation du grain, correspondant à une maturité différente. Car les seconds sont non seulement fins, mais souvent clairsemés, souvent aussi mêlés de granulations plus grosses qui forment transition. Il y a également certaines différences de réaction. Les plus fins et les plus jeunes, par le liquide J suivi d'hématoxyline au fer se colorent en gris violet ou en violet noir, tandis que les grains mûrs se décolorent facilement lors de la différenciation, et restent en général d'un jaune brun. Le liquide de Bouin, dans certaines conditions au moins, fixe mal, ou plutôt ne mordance pas les jeunes qui restent incolores par la safranine suivie de picro-indigo-carmin, etc.

Enfin les grains mûrs peuvent, après certaines fixations, disparaître incomplètement, se transformer en une matière d'aspect gommeux, assez vivement colorable, qui gonfle et englue toute la cellule, comme nous l'avons vu chez le Naja. Mais ici cette modification ne se retrouve que rarement après l'emploi du liquide de Flemming, et en des points très limités. Pour bien l'observer, il faut fixer simplement à l'acide acétique au 1/50 (vingt-quatre heures). Le zymogène a disparu sans laisser de trace autre qu'une vacuole vide et non colorable; le grain endo-

crine a également disparu, mais toute la cellule, finement alvéolaire ou réticulée, est remplie d'une masse homogène, d'aspect gommeux ou colloïde, éosinophile, se colorant légèrement aussi par l'hématoxyline au fer. Nous avons obtenu des images analogues sur un fragment qui avait été fixé [1] dans la glycérine, laissé quatre mois dans ce liquide, déshydraté, inclus et coupé.

Rapprochés des données fournies par le Naja, ces faits nous montrent un véritable mûrissement des grains endocrines, et la possibilité pour eux, quand ils sont murs, de se gonfler et de se dissoudre plus facilement. Peut-être cela explique-t-il certains aspects que nous avons déjà signalés chez la Vipère, et que nous retrouvons chez la Couleuvre. Par l'hématoxyline au fer après fixation au liquide J, on voit fréquemment à la base des cellules, en contact avec le capillaire, une zone plus ou moins large où le cytoplasme lui-même se teint plus vivement, indépendamment des grains qu'il contient. L'ensemble de ces zones forme un liséré sombre continu ou presque continu, de largeur variable, autour des capillaires sanguins. N'est-ce pas là l'indice, qu'au niveau de l'extrême base, sans cesse quelques-uns des grains mûrs subissent une transformation, une sorte de fonte et de diffusion, analogues à celles que leur font subir l'acide acétique et la glycérine?

Il est assez difficile de préciser davantage la fin de l'évolution du grain endocrine. Ici, comme chez la Vipère, nous pouvons constater sur les coupes très minces que les grains, bien que serrés, laissent entre eux de nombreux espaces occupés par de très fines vacuoles remplies d'un liquide clair. Le matériel élaboré se présente donc dans la cellule sous une double forme : celle de grain isolable, fixable et colorable, et celle de vacuole liquide claire. Chez le Mouton d'autre part (adulte et embryon), chez l'Homme, chez le Cobaye, la cellule d'îlot en période d'état est très finement alvéolisée, ne montre généralement point de grains. On pouvait donc se demander un instant si le grain n'était pas quelque chose de surajouté, l'expression d'une sécré-

1. Si l'on peut appeler cela une fixation.

tion interne particulière, surajoutée à la première chez certains animaux. Mais cette hypothèse ne tient pas si on rapproche tous les faits que nous avons notés. En effet, depuis longtemps chez l'embryon du Mouton, chez l'Homme, nous avons signalé dans la cellule d'acinus, au moment où elle se transforme en élément endocrine, la présence des mêmes petits grains, épars en tout le cytoplasme. Elle est encore bien plus facile à constater chez le Cobaye (41). Il semble donc que, chez les Mammifères, le dernier stade de l'évolution du grain souvent éphémère, soit la vacuole incolore. Assez vraisemblablement il en est de même ici, bien que le grain persiste bien plus longtemps. Il serait encore possible néanmoins que les vacuoles, simplement aqueuses, ou plutôt ne contenant qu'un liquide dépourvu de ferment, servissent à un moment donné à dissoudre la substance des grains voisins arrivés à un certain état de maturité, substance qui y diffuserait comme elle le fait sous l'action prolongée de l'acide acétique faible ou de la glycérine. C'est ce qui se produirait au niveau du liséré sombre périvasculaire [1].

La *tige centro-acineuse* claire occupe assez généralement le centre du cordon, quelquefois aussi la périphérie. Elle est constituée par les mêmes éléments que dans les cavités sécrétantes ; mais le plus souvent ils sont simplement polyédriques assez irréguliers, plus ou moins allongés suivant l'axe du cordon. On n'y trouve plus, ou plus qu'à l'état de vestige, les pyramides, ni les prolongements membraniformes pénétrant au loin entre les éléments sécréteurs.

Comme chez le Naja, et plus facilement que chez la Vipère, nous avons pu très souvent constater l'existence de *lumières* assez régulières dans ces tiges. Ici, de plus, nous avons pu nous convaincre de leur persistance et de leur continuité dans les cordons, ou tout au moins dans la plupart des cordons, par l'emploi de la méthode de Golgi, ou, plus exactement, de la méthode rapide de Ramon y Cajal après fixation au mélange

1. Nous verrons bientôt que chez l'embryon ce liséré apparaît tout d'abord, très large, avant la formation de grains. Par une sorte de phénomène d'essai de sécrétion, de présécrétion, le ferment se constitue ici d'emblée à l'état dissous, mais moins parfait probablement ; raison de plus pour penser que le liséré, chez l'adulte, est dû à la dissolution des grains à ce niveau.

osmio-bichromique (42). La planche XII permet de se rendre compte des résultats de cette imprégnation.

La première figure est la reproduction d'une coupe assez épaisse, et permet de suivre dans plusieurs plans les lumières remplies de précipité brun noir. On y voit deux îlots, réservés en clair, l'un petit, au-dessus, l'autre plus gros, en sablier. La figure 2 représente une coupe moins épaisse à travers un îlot assez régulièrement ovoïde encastré dans le tissu exocrine, qui se teinte plus fortement. Il est facile de se rendre compte, à l'inspection de ces figures, que des lumières continues et assez régulières existent fort nombreuses dans les îlots. Il serait difficile d'affirmer qu'il y en a dans tous les cordons; mais il est évident qu'il y en a dans la plupart d'entre eux. Quand la disposition de ceux-ci le permet, quand leurs limites sont assez nettes, on trouve, sur de larges surfaces, des lumières dans tous les cordons aperçus.

Mais les caractères mêmes de ces lumières montrent qu'elles ne sont pas utilisées pour une sécrétion externe des cordons. Il suffit, pour s'en convaincre, de les comparer à celles des cavités sécrétantes voisines. Les lumières d'acini, bien qu'étroites, ont encore une largeur notable (3 à 4 μ), sont tortueuses, hérissées de capillaires de sécrétion presque aussi larges, parfois ramifiés, qui pénètrent de place en place entre les cellules, particulièrement au niveau des bosselures ou petits culs-de-sac collatéraux à peine indiqués. Au contraire, les lumières des cordons sont généralement très fines (1 à 2 μ), bien moins sinueuses, et dépourvues de capillaires de sécrétion ; comme les cordons eux-mêmes, elles se ramifient et s'anastomosent. Il faut remarquer enfin (c'était très net aussi chez le Naja), que, contrairement à ce qui se passe dans les acini, la lumière des cordons est *séparée* des éléments sécréteurs par un mur mince mais *continu* de cellules centro-acineuses. On ne trouve que rarement des exceptions à cette règle, et l'examen des segments de transition, bordés, partie d'éléments endocrines, partie d'éléments exocrines, est très probant à cet égard. Du côté exocrine, surtout s'il s'agit de culs-de-sac acineux terminaux, les éléments sécréteurs arrivent très nombreux en contact avec la lumière par

leur sommet (pl. XI, fig. 3); du côté endocrine c'est exceptionnel.

Cette observation, le fait que les lumières sont assez souvent excentriques ou même rejetées tout à la périphérie du cordon, cet autre fait que les centro-acineuses sont comme retirées autour d'elles sans envoyer les longues pointes caractéristiques qu'on trouve dans les acini, et qui semblaient aller au-devant de la sécrétion constituer la paroi des canalicules intra-épithéliaux, tout concourt à nous permettre de les considérer comme effacées, vestigiaires, bien qu'elles montrent plus rarement ici l'état kystique, moniliforme, atrophique, que nous avons souvent constaté chez la Vipère. Si elles persistent, c'est évidemment surtout parce qu'elles sont, fréquemment au moins, en continuité avec celles d'acini situées au delà, et dont la sécrétion doit traverser l'îlot. Les figures 1 et 2 (pl. XII) montrent en de nombreux points cette continuité (*ct*). Sur la figure 5, nous voyons deux cordons où l'on aperçoit même vaguement les limites des cellules marginales. Le supérieur a une lumière périphérique, bordée d'un côté, sur une grande partie de sa longueur, par des cellules exocrines ; puis cordon et lumière se continuent à l'extrémité dans un cul-de-sac exocrine, absolument typique, et dont les grains de zymogène ont été en partie fixés, quelques-uns même imprégnés.

Il nous paraît donc bien évident que le véritable cordon plein n'existe pas chez la Couleuvre, ou n'y existe qu'exceptionnellement. L'élément constitutif de l'îlot, c'est le *cordon à lumière effacée*, très fine, souvent rejetée à la périphérie, vestigiaire, mais conservée au milieu de la tige centro-acineuse. Il est fort possible que l'emploi de la méthode de Golgi amène à des résultats analogues chez la Vipère. Pourtant, par les autres méthodes, les lumières nous paraissaient moins abondantes, discontinues par places, leur régression plus accentuée. Ce ne peut être en tous cas qu'une question de degré : le fait essentiel c'est la persistance des lumières dans tout ou partie des cordons.

Nous trouvons entre les cordons de la Couleuvre les mêmes *soudures*, les mêmes fusions, les mêmes remaniements qui ont été décrits chez la Vipère, plus fréquents encore, puisque les anastomoses entre cordons sont plus étendues.

Nous y trouvons également, bien marqué par places, plus ou moins indiqué partout, le groupement des cellules endocrines autour des capillaires sanguins, leur nouvelle voie d'excrétion, c'est-à-dire la figure de l'*acinus interverti*. Nous l'avons assez décrite ailleurs.

Enfin nous rencontrons dans certains îlots, toujours par places, quelques cordons qui se rapprochent plus ou moins du type embryonnaire, du type *tube pancréatique primitif*. Nous y reviendrons plus loin.

La *continuité des îlots avec le parenchyme exocrine* n'est pas moins évidente que chez le Naja. Il arrive parfois en effet de trouver en plein cordon, parmi les cellules marginales, une seule cellule exocrine bourrée de zymogène, ou un petit groupe de ces éléments, qui, poursuivi sur des coupes sériées, se montre absolument isolé. Il arrive plus souvent encore, mais surtout au voisinage immédiat d'un îlot, de trouver une ou plusieurs cellules endocrines caractéristiques, encastrées entre les cellules principales d'un acinus.

Mais c'est surtout quand on suit les cordons arrivés à la limite d'un îlot qu'on trouve, nombreuses, ces transitions. Comme nous l'avons figuré chez le Naja, il est très fréquent de rencontrer l'extrémité d'un cordon continuée à la périphérie de l'îlot par une lunule ou un cul-de-sac acineux qui le coiffe. A la rangée de cellules endocrines fait suite celle des cellules principales d'acinus; tige centro-acineuse et lumière s'y continuent également en changeant de caractères, la première se mettant à envoyer pointes et prolongements entre les cellules sécrétantes, la seconde s'élargissant, se hérissant de diverticules intra-épithéliaux. Nous pourrions multiplier ici des images analogues à celles que nous avons données chez le Naja; la planche XII aura l'avantage de montrer les mêmes faits sous un nouvel aspect, bien que les limites des acini y soient généralement moins nettes. La figure 5, déjà décrite, est surtout caractéristique. En plusieurs autres points, notamment en *ctl* (fig. 1 et 2), la lumière forme la limite de l'îlot; elle a d'un côté une bordure de cellules endocrines, de l'autre une bordure d'éléments exocrines, plissée par places en petits culs-de-sac ter-

minaux secondaires, dans lesquels pénètrent des canalicules.

La *continuité avec les canaux* n'est pas moins évidente. Ainsi sur la figure 1 de la même planche, le canal excréteur supérieur *ce* envoie directement dans le petit îlot de fines lumières pénétrantes (en *c*, *d*). Quelques-uns des cordons sont donc sessiles sur ce canal, s'en détachent directement, de même que plus loin se détachent les acini *a* et *b*. Chez un autre animal, après fixation au liquide de Zenker, nous avons trouvé un canal excréteur d'assez large calibre qui pénétrait jusqu'au milieu d'un îlot, s'y bifurquait, était hérissé de cordons s'implantant directement sur lui.

Architecture de l'îlot. — Comme chez le Naja, et chez la Vipère, souvent donc l'extrémité proximale des cordons s'insère directement sur un canal excréteur, tandis que leur extrémité distale peut se continuer avec un cul-de-sac acineux plus ou moins profond, qui les coiffe à la manière d'un croissant de Giannuzzi[1].

L'étude d'un petit pancréas accessoire, que présentait précisément l'animal qui a surtout servi de type pour toute cette description, va nous montrer un exemple frappant d'une disposition de même genre, en même temps qu'elle nous permettra d'insister sur les caractères particuliers qu'offrent quelques-unes de ces glandules[2]. Le pancréas accessoire dont il s'agit était porté par l'extrémité du canal pancréatique dorsal, qui se dégageait du pancréas au niveau de la rate, rampait à la surface de ce dernier organe, et, après un certain trajet, se renflait en

1. L'existence des lunules est en relation avec le mode de formation de l'acinus interverti; la lunule représente, souvent au moins, surtout quand elle est latérale, la portion restante de la cavité sécrétante, qui, placée trop loin du vaisseau, n'a pu entrer dans la constitution de l'acinus interverti lors de la transformation (voir fig. 9 du texte, *Naja*). Pour que les cellules à zymogène ici restantes entrassent dans la constitution de l'îlot, il faudrait qu'un nouveau capillaire, situé au point même où sont les lettres *cz* par exemple, devînt centre de formation d'un nouvel acinus interverti, mais alors la métamorphose envahirait la cavité sécrétante suivante dont, presque fatalement, la portion inférieure resterait de nouveau à l'état exocrine (voir encore fig. 10 du 1er mémoire).

2. Beaucoup d'entre elles en effet offrent une structure très normale, avec mélange, en proportions diverses, des deux tissus exocrine et endocrine, prédominance généralement du second, et simplement avec une tendance spéciale à conserver des grains de zymogène plus nombreux et plus gros que dans le reste de la glande, à avoir des cordons plus chargés de grains endocrines, moins variables.

une sorte de petite verrue presque hémisphérique, d'un millimètre et demi de largeur, étroitement accolée à la rate, faisant corps avec elle, et saillie à sa surface. Les coupes sériées étaient dirigées selon l'axe de symétrie du pancréas et de la

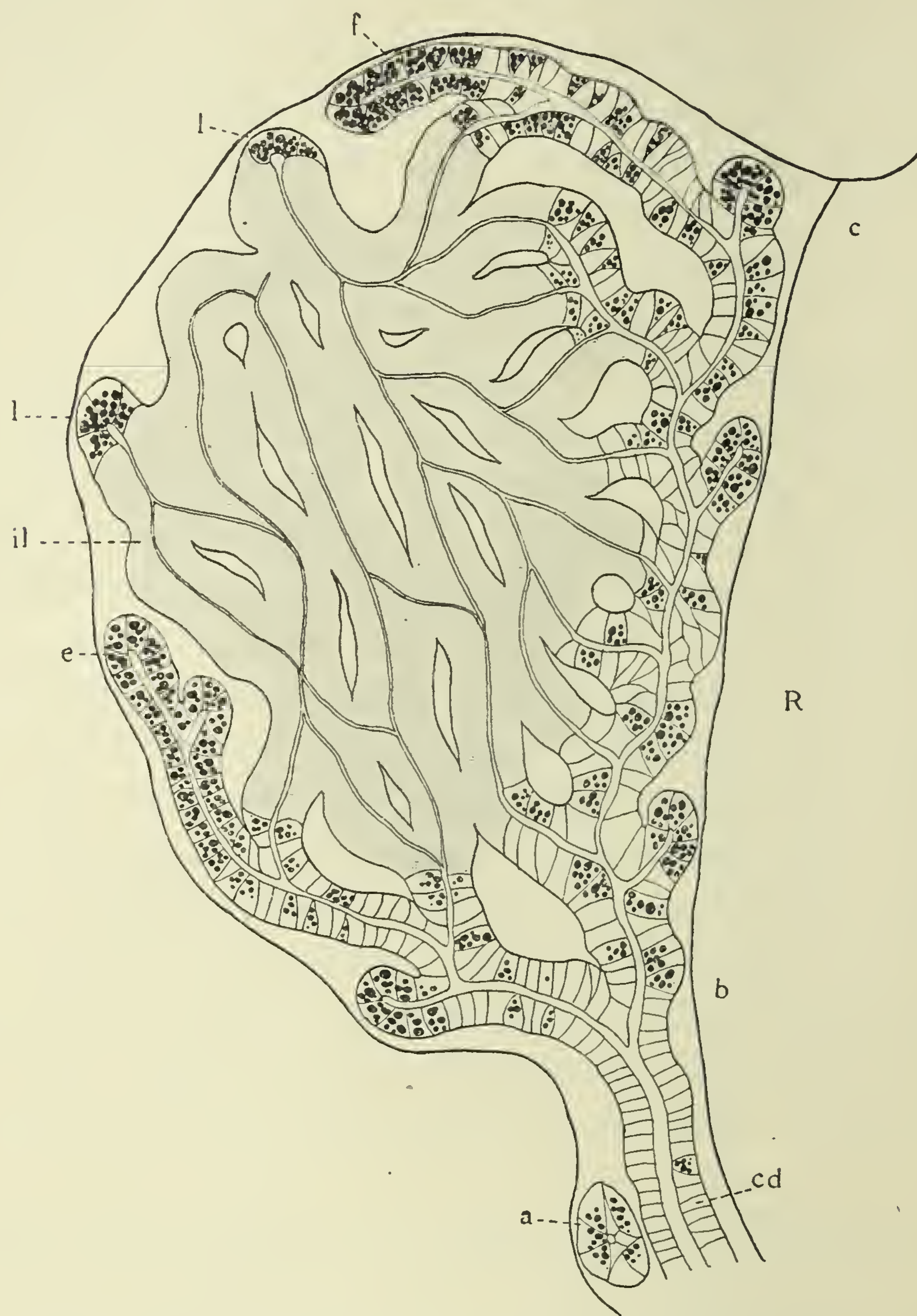


Fig. 19. — Reconstitution demi-schématique d'un petit pancréas accessoire, accolé à la rate *R*; en *cd*, l'extrémité du canal pancréatique dorsal; en *b*, il se ramifie en tubes pancréatiques primitifs à nombreuses cellules à zymogène; en *a*, *e*, *f*, culs-de-sac acineux purs; *il*, ilot central à cordons anastomosés; *l*, *l*, lunules acineuses terminales.

rate, de façon à comprendre les deux organes, et perpendiculaires aux faces du premier (fig. 19 du texte).

A l'œil nu, sur les coupes, la bosselure se distingue du tissu splénique par une coloration plus foncée. Un grossissement

approprié la montre constituée de parenchyme pancréatique typique, mais avec quelques caractères particuliers. Comme on le voit dans la figure demi-schématique faite par combinaison d'un grand nombre de coupes, le canal pancréatique dorsal (*cd*), entouré d'un peu de tissu exocrine (*a*), aborde par en arrière (côté du pancréas) sa circonférence de base, et y pénètre. Il se divise alors en une série de branches divergentes, dont les nombreuses ramifications forment une sorte de nappe exocrine dans le plan méridien par lequel le pancréas accessoire adhère à la rate. De la circonférence de cette nappe (en *b* et *c*) partent des tubes qui montent se ramifier dans les régions superficielles de l'hémisphère, formant une sorte de coque exocrine presque complète à la masse centrale. De la région médiane de la nappe s'élèvent au contraire d'autres tubes, bientôt transformés en cordons endocrines étroitement anastomosés et qui constituent cette masse centrale elle-même (*il*). Ce pancréas accessoire est donc essentiellement constitué par un gros îlot endocrine, entouré presque de toutes parts par une coque mince de tissu exocrine.

L'îlot lui-même n'offre rien de particulier. Il est constitué de cordons à lumière effacée typiques, à cellules bourrées de grains endocrines. Mais les autres portions ont une structure un peu spéciale. Le canal qui aborde le pancréas accessoire a une lumière assez large, est bordé de belles cellules prismatiques entre lesquelles on ne trouve qu'assez rarement quelques cellules à zymogène éparses. Dès son entrée dans l'organe et sa division, ces cellules deviennent de plus en plus abondantes, et les rameaux changent complètement d'aspect. Aucun d'eux ne conserve franchement les caractères de canal excréteur. Ce sont des tubes très ramifiés, parfois anastomosés, très tortueux, très bosselés, souvent étranglés, comme les figures 6, 7, planche XI, peuvent en donner une faible idée. Leur structure n'offre pas moins d'irrégularité. Ici la lumière est filiforme, là elle se dilate au contraire, plus loin elle est large, mais obstruée de cellules desquamées en d'énormes grains (fig. 6, *l*, *l'*). Ici elle est bordée d'une seule assise, assez irrégulière, de cellules prismatiques ou pyramidales, là les éléments des formes les

Décembre 1902.

plus diverses, comprimés, s'entassent pêle-mêle en de nombreuses assises. En certains points toutes les cellules sont claires et dépourvues de grains de zymogène. En d'autres abondent au contraire des cellules bourrées d'énormes grains, mêlées à d'autres qui en contiennent très peu et de très petits. Enfin les cellules à zymogène elles-mêmes n'ont pas toujours des caractères nets. Elles montrent assez rarement un paranucléus, elles ont un cytoplasme qui ne se teint pas toujours vivement, ou ne se teint que par places. Elles arrivent parfois jusqu'à la lumière; souvent elles sont refoulées en bordantes. Les cellules claires interposées se groupent par places en une tige centro-acineuse nette, ailleurs tendent à envahir presque toute la périphérie. En d'autres termes, nous avons ici sous les yeux des tubes dont il est absolument impossible de dire que ce sont des acini plutôt que des canaux excréteurs. Ce sont des tubes pancréatiques primitifs à caractères anormaux, irréguliers, se rattachant plutôt, par la présence du zymogène, au parenchyme exocrine.

Les culs-de-sac terminaux, qui s'en détachent çà et là, ont généralement un caractère acineux plus net, et ceux qui viennent ramper à la surface extérieure de la masse endocrine, peuvent être en partie considérés comme de véritables acini, à cellules petites, mais bourrées de grains de zymogène généralement volumineux.

Le tissu qui entoure l'îlot peut donc, dans son ensemble, être considéré comme exocrine, mais avec des caractères embryonnaires, et quelque peu anormaux.

Ici donc, les cordons endocrines naissent directement de tubes à demi excréteurs, à demi acineux. A leur extrémité opposée, on ne rencontre qu'assez rarement des calottes de tissu exocrine, mais on en rencontre pourtant assez pour que cet îlot spécial puisse être ramené au schéma que nous donnions en commençant. Néanmoins, il paraît évident par son étude, que chaque cordon plein n'est pas fatalement coiffé par une calotte acineuse, et qu'il peut y en avoir de terminaux. D'ailleurs, l'examen de la figure 19 montre bien qu'extrémité terminale ne veut pas toujours dire extrémité libre. A droite de l'îlot, et sur plus de la moitié de son pourtour, les cordons qui vont le former

naissent de sa périphérie et se dirigent vers son centre. Sur certaines coupes, l'investissement allait plus loin, et il naissait encore des cordons des points *e* et *f*, toujours dirigés de même. Comme beaucoup d'îlots des pancréas accessoires sont entourés d'une coque exocrine complète, il peut fort bien arriver que des cordons naissent de toute leur périphérie pour rayonner vers le centre, sans qu'il puisse par conséquent y avoir une seule extrémité terminale libre, puisque en convergeant ils s'anastomosent en un réseau serré. C'est là un schéma d'îlot d'un type un peu différent, tout aussi intéressant que le premier, et qui coexiste avec lui. L'îlot figuré ici représente en réalité une disposition intermédiaire où les deux types sont combinés. C'est, croyons-nous, la plus fréquente, dans l'organe principal comme dans les organes accessoires.

Évolution des îlots. — Comme chez la Vipère et le Naja, il y a non seulement continuité des portions exocrine et endocrine de la glande l'une dans l'autre, mais on trouve des signes manifestes de transformation des unes en les autres.

Ce sont d'abord des signes de *formation* de petits îlots nouveaux aux dépens du parenchyme exocrine. On rencontre par exemple, autour d'un vaisseau capillaire, point de départ et centre du remaniement, un acinus qui a déjà subi la modification sur la moitié ou les deux tiers de sa périphérie, tandis que les autres acini entourant le vaisseau, ne possèdent à son contact que quelques cellules à grains fins. Si l'on suit sur des coupes en série, le petit groupe d'éléments endocrines disparaît bientôt. Ce n'est donc pas un prolongement d'îlot, c'est un îlot entier, à l'état rudimentaire, dans lequel il n'y a pas encore un seul cordon entier, et qui est constitué par un petit acinus interverti unique.

Nous trouvons ensuite de nombreuses images témoignant de l'*accroissement* de beaucoup d'îlots sur une partie de leur périphérie.

Ainsi, on rencontre de très gros îlots, non seulement lobés, mais profondément incisés par des lames de tissu exocrine qui pénètrent jusqu'en leur centre. Certaines de ces lames sont

même, à leur extrémité, dissociées en fragments irréguliers inclus en plein tissu endocrine. Comment expliquer ceci, sinon par la croissance progressive de plusieurs îlots ou de plusieurs lobes, d'abord séparés, qui se sont rapprochés de plus en plus, annexant devant eux le tissu endocrine, et qui ont fini par se souder entre eux autour des fragments inclus?

Nous avons décrit aussi plus haut de nombreuses images de continuité entre les deux parenchymes, entre cordons et acini. Nous ne dirons pas que partout où nous les observons, l'un des deux est fatalement à ce moment en train de s'accroître aux dépens l'un de l'autre. Mais nous pouvons, croyons-nous, affirmer dans certains cas l'accroissement de l'îlot. C'est par exemple quand, dans les acini voisins d'un îlot, et normaux par ailleurs, nous trouvons au contact de cet îlot, de petites rangées de cellules endocrines, larges, non comprimées, témoignant d'une invasion graduelle de ces acini par la transformation. C'est surtout quand, dans ces rangées, ou au point de continuité d'un acinus avec un cordon, nous trouvons des cellules qui offrent des caractères mixtes, qui sont évidemment des éléments en voie de métamorphose. A la vérité, ces éléments sont relativement rares, mais on en trouve de très nets. Ainsi, planche XI, figure 3, les deux cellules exocrines *c* et *d*, incluses dans un îlot à sa périphérie, où elles forment une sorte de lunule rudimentaire, sont assurément en voie de transformation. Comparons-les aux voisines *a* et *b* (fig. 4, 5), nous verrons qu'en *c* et *d*, la cellule, quoique encore manifestement exocrine par la présence des vacuoles qui contenaient de gros grains de zymogène, a perdu son gros nucléole, son paranucléus, sa membrane nucléaire épaisse. Le noyau, moins régulièrement arrondi, contient maintenant, sous une membrane mince, de plus nombreuses et plus grosses granulations de nucléine. Enfin, en *d*, les grains de zymogène ont disparu à gauche et en bas, et, en ce point, on voit dans le cytoplasme deux groupes de petits grains endocrines, dont le supérieur s'égrène dans les cloisons intervacuolaires elles-mêmes.

Sur la même planche, les figures 7 et 8 représentent deux coupes successives à travers le point de transition d'un tube

pancréatique primitif à cellules acineuses abondantes, avec un cordon à lumière effacée dont la tige centro-acineuse est très nette en *ca*. Or, vers le point de transition, les cellules *a* et *b* contiennent de petits amas de grains endocrines et quelques grains de zymogène épars. Nous avons fréquemment trouvé ces cellules mixtes dans ces tubes pancréatiques primitifs spéciaux du pancréas accessoire précédemment décrit, et toujours au point où ils sont en continuité avec un cordon. La figure 6 montre un amas endocrine développé en plein tube acineux.

A côté de ces signes de formation et d'accroissement, certains îlots montrent des signes manifestes de régression. Ici nous devons distinguer entre la *régression* proprement dite, et le *morcellement* de l'îlot, qui est une sorte de rajeunissement.

L'étude des îlots à disposition scalariforme, dont la raison d'être nous échappait d'abord, nous a conduit à admettre récemment ce processus de *morcellement*. En effet, nous avons trouvé dans presque tous les pancréas des îlots de ce genre. C'étaient souvent de gros amas endocrines de la région juxta-splénique, allongés, parfois étendus le long du bord antérieur du pancréas. Quand on les examine, un premier fait attire l'attention, c'est qu'arrivés à la limite du tissu endocrine, les cordons transversaux parallèles qui les constituent se continuent presque tous avec un acinus, parfois même à leurs deux bouts[1]. Ailleurs, on trouve de place en place un de ces cordons remplacé par un tube acineux traversant l'îlot de bord à bord; plus rarement deux échelons successifs sont acineux. Et la masse endocrine allongée, qui, à un faible grossissement et à un examen sommaire, pouvait paraître unique, se trouve ainsi en réalité morcelée en une série de 3 ou 4 plus petits îlots superposés. Comme la disposition parallèle des vaisseaux et des cordons n'existe pas dans les jeunes îlots en voie de formation, comme on la trouve surtout dans de grosses masses juxta-spléniques qui ne peuvent guère s'être constituées d'emblée sur une aussi

1. Souvent aussi un cordon se replie à l'un de ses bouts pour venir former le cordon suivant, ou en se bifurquant, en Y à branches retombantes, le suivant et le précédant.

large étendue, nous croyons qu'elle ne peut traduire un processus formatif, un processus de soudure, mais bien au contraire un véritable processus de morcellement. On rencontre souvent d'ailleurs (comme dans la figure 4, planche V, 1er mémoire), chez la Vipère, de gros îlots pourvus de prolongements rattachés à la masse par un pédicule visiblement étiré, tendant à se rompre. Or ces pédicules précisément affectent volontiers la disposition scalariforme.

Comme les vaisseaux sont très irrégulièrement ordonnés dans les petits îlots en voie de formation; comme ils ont ici, au contraire, une ordonnance parallèle régulière, souvent plus régulière que celle des cordons, il faut sans doute admettre que les vaisseaux sont les agents de ce remaniement, presque impossible si les cordons restaient aussi irrégulièrement, aussi étroitement anastomosés qu'ils le sont d'ordinaire. Là où ce remaniement est devenu nécessaire, ils se raccourciraient, redressant leurs sinuosités, s'ordonneraient parallèlement, coupant devant eux les anastomoses et forçant les cordons à se régulariser. Puis, de place en place, un de ces cordons, en continuité avec un acinus, pourrait devenir complètement acineux. Le but atteint, le parallélisme disparaît. Pourtant il faut noter qu'on l'observe presque constamment sur de larges aires entre les longs acini tubuleux superficiels, vers le milieu de l'organe. Le parallélisme acquis par les vaisseaux dans l'îlot scalariforme rapproche donc la condition des cordons interposés de celle de maints acini.

Mais quelle peut être la raison d'un tel morcellement? Celle-ci, probablement. Les îlots ont tendance à s'accroître, sinon indéfiniment, du moins longtemps, et par toute leur périphérie. Dans la région juxta-splénique surtout, où ils abondent, ils tendent par conséquent à se fusionner en d'énormes masses. Or, nous verrons bientôt que le contact avec le tissu exocrine (au niveau des zones péri-insulaires) semble nécessaire au bon fonctionnement des îlots. Plus leur volume augmente, plus diminue la surface de contact, et les parties centrales se trouvent dans des conditions de plus en plus défavorables, souffrent de l'éloignement. D'où sans doute retentissement sur les vaisseaux,

qui s'ordonnent de façon à préparer le morcellement, grâce auquel les surfaces de contact avec le tissu exocrine seront renouvelées et augmentées. Comme nous le disions en commençant, ce serait le premier acte d'une sorte de rajeunissement.

Ici déjà, aux points où a lieu la section, il y a transformation de tissu endocrine en exocrine, et par conséquent *régression* du premier. Mais nous trouvons ailleurs d'autres manifestations d'une régression pouvant aller jusqu'à la disparition totale. D'abord ce peuvent être, comme chez la Vipère, des acini très larges, à centro-acineuses très abondantes, au contact d'un îlot. Mais nous n'avons pas rencontré, comme chez cette espèce, toute une assez large région offrant des caractères de ce genre, avec présence d'éléments endocrines comprimés, etc.

En revanche, notre attention a été attirée ici sur d'autres images. Nous avons revu chez presque tous les animaux examinés, dans la région juxta-splénique surtout, moins différenciée, plus embryonnaire, certains cordons qui tendent plus ou moins nettement à prendre les caractères de tubes pancréatiques primitifs (comme chez la Vipère, 1[er] mémoire, fig. 7 et 8 de la planche XI).

Nous en reproduisons deux ici (pl. XI, fig. 9 et 10), de type un peu différent. Ce sont des cordons généralement plus dégagés d'anastomoses que les autres, mieux individualisés, moins tortueux, et qu'on peut suivre sur une certaine longueur. Ils ont une lumière très marquée, souvent même très large, et une tige centro-acineuse large aussi, dont les éléments viennent par places s'insérer jusque sur la membrane propre. Et quand le fait se renouvelle souvent, les éléments endocrines, diminués d'importance, sont réduits à une bordure marginale étroite, souvent discontinue, où ils s'égrènent en cellules bordantes. Enfin, plus rarement, ces cellules ont disparu complètement sur une plus ou moins grande étendue, soit d'un côté, soit sur toute la périphérie, et le cordon est alors formé uniquement d'éléments clairs, petits, serrés, irrégulièrement disposés sur plusieurs couches. Le cordon peut ainsi acquérir une grande épaisseur. Les premiers phénomènes, comme nous le verrons,

sont seulement signe d'appauvrissement, mais quand les choses dépassent une certaine limite, il y a, croyons-nous, quelque chose de plus.

Il nous est en effet arrivé de trouver dans la région juxta-splénique des îlots uniquement constitués par un très petit nombre de ces cordons, épais, irréguliers, comme rétractés, privés d'éléments endocrines, et en continuité directe avec un canal excréteur. Or, revenons un peu en arrière. Nous avons montré que très souvent les canaux excréteurs, dans cette région surtout, se chargent de cellules à zymogène. Nous avons vu que certains de ces canaux sont plus irréguliers que les autres, quelquefois tortueux, toujours bosselés, hérissés d'une série de bourgeons acineux en voie de différenciation. Ce ne peuvent être, avons nous-dit, que des portions de l'arbre glandulaire revenues à l'état embryonnaire de tubes pancréatiques primitifs, et en train de bourgeonner pour reformer des acini, pour se différencier de nouveau en tissu exocrine.

Or, sur la Couleuvre H, par exemple (voir le tableau plus loin), nous avons trouvé côte à côte ces tubes pancréatiques primitifs en évolution vers la forme acineuse, et les tubes pancréatiques primitifs différents, que nous venons de décrire, et qui représentent des cordons en voie de régression. Un rapprochement s'impose, et nous croyons pouvoir le formuler ainsi. A un moment donné, une portion d'îlot ou un îlot tout entier arrive au terme de son évolution. Les cordons, définitivement appauvris, rompent peu à peu leurs anastomoses, s'individualisent de plus en plus, tandis que la tige centro-acineuse augmente d'importance; ils prennent la forme de tubes pancréatiques primitifs à éléments endocrines peu nombreux. Peu à peu ces éléments disparaissent eux-mêmes, et, après un stade de repos où vraisemblablement les cellules les plus usées sont complètement détruites, où les tubes épaissis, raccourcis, revenus sur eux-mêmes, sont constitués exclusivement de très petites cellules claires, ces tubes pancréatiques primitifs reprennent une évolution ascendante qui aboutit à la formation de tissu exocrine, de la même manière que chez l'embryon. Ce processus serait donc un nouveau mode de *régression* des îlots, à ajouter à ceux

que nous connaissons. Pendant l'accroissement de l'îlot les éléments exocrines voisins deviendraient directement endocrines; souvent au contraire le cordon devrait, pour redevenir acinus, repasser par une forme plus embryonnaire, celle de tube pancréatique primitif.

Cette différence de complexité dans les deux processus de formation et de régression de l'îlot s'explique du reste facilement. Nous savons que la cellule à zymogène est un élément hautement différencié et où l'élaboration paraît être très complexe (nucléole, paranucléus, ergastoplasme...). (Voir *XIII*e *Congrès int. de Médecine*, section d'Histologie.) Il est tout naturel que de telles cellules aient une certaine difficulté à se reconstituer, directement aux dépens d'éléments sécréteurs épuisés, et qu'un repos, qu'un retour à un état plus indifférent, plus embryonnaire, soit une circonstance non indispensable mais très favorable pour cette reconstitution. Au contraire, la cellule endocrine étant un élément moins complexe qui semble simplement remanier le zymogène fourni par la première, manque de paranucléus et d'ergastoplasme; sa formation directe aux dépens de l'exocrine, dont nous avons montré de nombreux exemples, n'a rien que de très naturel.

Mais ici se pose une question nouvelle. Ne sommes-nous pas obligés d'admettre, comme corollaire, que la cellule endocrine est incapable d'élaborer par elle-même? Elle aurait pour unique mission de remanier au moment de sa transformation le zymogène qu'elle a fabriqué lorsqu'elle faisait partie d'un acinus, et de l'excréter lentement; elle ne pourrait pas se recharger.

Si nous nous adressions aux Amphibiens (Salamandre), aux Mammifères (Cobaye particulièrement), il semble que la réponse serait assez simple. Ici en effet nous ne voyons les grains endocrines que dans les cellules encore en place dans un acinus, ou dans celles qui viennent de s'agréger à un îlot. Dans la plupart des cellules d'îlot, ils ont disparu et sont remplacés par de fines vacuoles. Il semble donc que la cellule ne puisse guère contenir ces grains éphémères qu'à un seul moment, à celui de sa formation, et qu'elle soit peu capable d'en élaborer de nou-

veaux[1]. Nous l'admettrions volontiers, bien qu'avec quelques réserves, car vu la fréquente répétition des digestions, la nutrition plus active de ces animaux, il peut y avoir, il y a probablement une rénovation incessante des îlots, petits et nombreux.

Chez les Ophidiens la chose se comprend moins, surtout dans les volumineux îlots juxta-spléniques, qui paraissent persister longtemps, n'avoir que des transformations lentes. D'ailleurs l'étude des cordons en voie d'évolution vers la forme tube pancréatique primitif est assez probante à cet égard. Pour **Perdrigeat** et **Tribondeau** (37) chez la Vipère, ce sont des cordons en train de perdre leur matériel de sécrétion ou de le renouveler, car souvent ils y trouvent de très petits grains de nouvelle formation. Nous arrivons à des résultats très analogues chez la Couleuvre. En effet, nous trouvons souvent dans ces cordons des cellules remplies de grains endocrines à leur base seulement (pl. XI, fig. 9 et 10), n'en contenant parfois pas un au delà du noyau, qui peut être descendu pourtant vers le milieu de la hauteur. Ce sont évidemment des éléments qui se vident, et qui prendront bientôt plus ou moins le caractère indifférent des cellules centro-acineuses, qui s'ajouteront à la tige claire centrale. Mais ils sont parfois capables pourtant de se recharger, car on en peut trouver des rangées complètes pourvues d'un semis très discret de grains jeunes excessivement fins (vers la fin de la digestion surtout). Nous verrons plus loin que le matériel de cette nouvelle sécrétion est probablement fourni à la cellule à un état d'élaboration très avancé. Dans les cordons ordinaires, nous l'avons vu, on trouve fréquemment des cellules marginales à grains très fins, par rangées entières ou intercalées entre les autres, comme dans la planche XI, figure 1, chez le Naja.

La cellule endocrine, chez la Couleuvre, paraît donc capable de se recharger, même dans les cordons très appauvris, si les conditions s'y prêtent. Mais quand cet appauvrissement dépasse un certain degré, quand toutes ou à peu près toutes les cellules

1. C'est dire aussi qu'elle ne livre son produit de sécrétion au sang que très lentement, à doses infinitésimales.

du cordon, devenues petites, ont perdu leur matériel de sécrétion et s'entassent sans ordre (quand surtout en outre les conditions de nutrition générale sont mauvaises), alors, croyons-nous, il s'agit d'un cordon (ou d'un îlot entier) en voie de régression totale, dont une partie des éléments pourront disparaître[1], les autres se régénérer et bourgeonner de nouveau à la manière d'un tube pancréatique primitif de l'embryon, en donnant du tissu exocrine. Ajoutons que la régression complète par ce mode nous paraît ici bien moins fréquente que la régénération par morcellement.

Quoi qu'il en soit, nous croyons avoir montré une fois de plus l'existence de transformations dans les îlots, de variations lentes mais continues du parenchyme endocrine, l'existence d'un cycle évolutif complet de plus ou moins longue durée.

Développement et répartition du tissu endocrine. — Nous aurons à revenir un jour sur le développement, pour plusieurs raisons. Aujourd'hui, nous ne retiendrons que quelques faits qui touchent particulièrement à notre sujet actuel, et nous serons d'autant plus bref que nous avons déjà décrit des faits analogues chez la Vipère.

Nous mentionnerons simplement trois embryons, fixés au liquide de Flemming, colorés à l'hématoxyline au fer, qui déroulés, ou mesurés en suivant la courbure dorsale (des fossettes olfactives au bout de la queue), avaient respectivement 20[2], 30 et 55 millimètres de longueur.

Le premier ne possédait encore qu'un pancréas dorsal sous forme d'un profond et assez large diverticule à extrémité distale bourgeonnante.

Sur le second, les bourgeons étaient pour la plupart allongés en tubes tortueux. Plusieurs autres petits bourgeons apparaissaient sur le cholédoque, rudiments probables des pancréas ventraux.

Enfin, dans le troisième, le pancréas, plus développé, formait

1. Peut-être même, à ce moment, la substance d'îlots entiers peut-elle être détruite en certains cas.
2. Non déroulé, il mesurait un peu moins de 1 centimètre.

une masse unique, déjà traversée inférieurement par les canaux hépatiques et cystique. La rate, mal limitée, coiffait l'extrémité distale de l'organe.

De ces trois embryons, le second seul nous arrêtera un instant, car il offre des dispositions très caractéristiques. Le pancréas dorsal s'appuie à droite, par son extrémité distale surtout, contre la veine omphalo-mésentérique, bien plus large que lui. Or cette extrémité, au contact de la veine, est déjà représentée par du tissu endocrine constitué de très courts cordons ou bourgeons. La lumière des tubes auxquels ils font suite pénètre encore à leur base, mais va bientôt s'aplatissant, s'effilant, et se perd avant d'arriver au bout. La paroi au contraire augmente d'épaisseur, et l'extrémité même représente un bourgeon plein. Les vaisseaux ont à peine commencé à pénétrer dans l'amas pancréatique. Or précisément les cellules endocrines, reconnaissables à leur corps très foncé, brun noir, sont rares en son intérieur. Au contraire, elles s'amassent presque toutes en bordure de la veine omphalo-mésentérique. Jusqu'en plein corps de l'organe, les tubes pancréatiques primitifs à large lumière qui en constituent la majeure partie, sont souvent endocrines par tout le côté qui vient au contact du vaisseau. Plus loin, vers l'extrémité distale du pancréas, certains cordons, nous l'avons dit, possèdent encore une fine lumière, mais excentrique, et que les cellules semblent pour ainsi dire ignorer, tellement elles s'orientent peu autour d'elle. Au contraire, il y a une sorte de poussée, de ruée de toute la masse cellulaire du cordon vers la veine, contre laquelle elle vient s'étaler par la plus large surface possible; tous les éléments se comprimant, s'allongeant, se contournant pour arriver à s'insérer sur elle. Ils y forment une très belle rangée en palissade de très hautes cellules prismatiques, dont les bases se colorent uniformément en brun noir, formant ainsi le long des vaisseaux un liséré sombre, analogue à celui qu'on trouve chez l'adulte le long des capillaires. Les autres cellules du cordon n'offrent au contraire que par places des caractères endocrines moins marqués, sont souvent polyédriques larges, sans orientation précise.

Nous surprenons donc ici les premiers signes indiscutables

du rôle attractif des vaisseaux, du pouvoir qu'ils sont capables d'exercer sur la glande, ailleurs encore indifférente, pour la remanier, et la convertir à leur contact en tissu endocrine. Ici le vaisseau est énorme, le pancréas petit, l'intervention ne peut se faire sur le type rayonnant de l'acinus interverti, mais en surface, à plat, en bordure de ce vaisseau.

Sur l'embryon le plus âgé, l'extrémité distale du pancréas était tout entière endocrine, avec de magnifiques acini intervertis presque isolés, autour de vaisseaux pénétrants, et en rapport des plus intimes avec le tissu splénique en voie de développement. Les cellules endocrines contenaient déjà, sur un fond cytoplasmique moins sombre, de véritables grains de sécrétion.

Nous conclurons encore de ces observations que l'extrémité de l'axe de végétation du canal pancréatique dorsal (ou de Santorini) possède ici, comme nous l'avons déjà décrit chez la Vipère, comme **Giannelli** l'avait observé chez le *Seps chalcides*, une tendance à se résoudre en un bouquet de cordons endocrines, en un ou plusieurs îlots endocrines primaires[1]. Plus tard, bien que la propriété de former des îlots s'étende à tout le tissu pancréatique, cette région reste caractérisée par l'abondance et la grosseur de ses îlots. Comme chez la Vipère, elle correspond au bord antérieur juxta-splénique de l'organe, et aux pancréas accessoires qui peuvent s'en détacher.

En effet, nous avons pu examiner cette région chez de nombreux adultes, à l'œil nu sur l'organe frais, et plus tard dans les coupes. Car nos fragments fixés étaient généralement taillés perpendiculairement à ce bord et aux faces de l'organe, de façon à comprendre toujours pancréas et rate, et les coupes étaient dirigées de même. D'autre part, nous avons, sur un sujet, débité en coupes sériées plus épaisses, et parallèles au contraire à ce bord, la rate entière, sur un autre la rate et le 1/3 supérieur du pancréas. Partout nous avons pu constater que les îlots, répandus dans tout l'organe jusqu'au bord postérieur, étaient tout parti-

1. Ne vient-elle pas précisement de ce que c'est la première partie entrée en contact avec les vaisseaux !

culièrement gros et abondants dans cette région juxta-splénique où vient se perdre l'extrémité du canal de Santorini. Parfois ils formaient des masses énormes, constituant la presque totalité de ce bord. Parfois on n'en trouvait guère que là, alors qu'ils étaient très petits et très clairsemés dans tout le reste de l'organe.

Comme chez la Vipère, nous avons pu très souvent noter l'existence de petits pancréas accessoires dans la même région, mais nous convaincre que leur existence n'est pas constante. En effet, ils faisaient défaut précisément chez le sujet où rate et tiers supérieur du pancréas avaient été débités en coupes sériées. On remarquait simplement dans le bord antérieur, élargi, l'excavation cupuliforme habituelle où repose la rate, et, sur l'un des côtés de cette excavation, le pancréas se terminait en une corne, une pointe saillante, mais peu élevée, formée de tissu endocrine revêtu d'une couche exocrine assez épaisse, sauf en certains points. On trouve toutes les transitions entre cette disposition et l'existence d'un, ou plus rarement de plusieurs pancréas accessoires pédiculés, reliés seulement à l'organe principal par leur canal, et séparés de lui parfois par toute l'épaisseur de la rate. Souvent en effet c'est une simple languette, assez large, s'avançant plus ou moins loin à la surface de la rate, et plus ou moins renflée à son extrémité. Parfois le pédicule est plus long, mais contient, outre le canal, une mince bande de tissu exocrine [1]. Cela nous montre l'origine de ces pancréas accessoires : ce sont surtout des portions de l'extrémité antérieure de l'organe, qui, par le fait de leur union intime à la rate, et des glissements en longueur, si étendus au cours du développement des Ophidiens, se sont trouvées étirées pendant ce développement, et plus ou moins séparées de l'organe principal.

Il est intéressant de rapprocher cette disposition de celle signalée par les auteurs qui ont étudié le Lézard (**Janosik**,

1. Le pédicule du pancréas accessoire, au lieu de ramper à la surface de la rate, traversait dans un cas celle-ci de part en part; d'autres petits pancréas accessoires pénètrent souvent dans son tissu même. Nous nous inscrivons donc sur ce point contre l'opinion de **Perdrigeat** et **Tribondeau**, qui nient l'existence de pancréas accessoires intra-spléniques; nous en trouvons même chez la Vipère.

Brachet, **Völker**, **Tecqmenne**). **Janosik** (1895), chez le *Lacerta agilis*, a montré qu'il existait un pancréas dorsal pourvu de très bonne heure d'un long canal, et qui, pour lui, proviendrait, comme les deux autres qu'il admet (pancréas proximal et pancréas distal) d'un unique bourgeon dorsal.

Völker, son élève (**38**), a plus tard (1901) distingué, surtout chez l'embryon, un pancréas dorsal longuement canaliculé, et un pancréas proximal, toujours de même origine (bourgeon dorsal). **Brachet**, 1896 (**30**) a au contraire (*Lacerta muralis*) soutenu l'existence d'un pancréas ventral (avec atrophie du bourgeon gauche), et son élève **Tecqmenne** (**37**) a récemment conclu dans le même sens[1]. Nos recherches sur la Vipère et la Couleuvre nous ont montré un pancréas ventral, mais nous n'avons encore pu suivre en détail l'évolution de ses bourgeons d'origine, mêlés à des canaux hépatiques multiples, et pouvons d'autant moins nous engager dès maintenant dans la discussion, qu'il s'agit de genres de Reptiles différents et appartenant à des ordres différents. Nous voulons seulement en retenir que, comme **Janosik** et **Völker** (sur ce point donc il y a entente), **Tecqmenne** décrit chez l'embryon d'un certain âge deux pancréas, dont l'un est à l'extrémité d'un long canal, l'autre près de son insertion sur le cholédoque. Ce dernier serait (pour l'auteur) dû à la fusion du pancréas ventral avec un pancréas proximal né secondairement par bourgeonnement de la portion proximale du canal de Santorni. Quant à l'autre, qu'il appelle *pancréas dorsal* proprement dit, ou *pancréas juxta-splénique* ; il est, comme l'indique son nom, en rapport intime avec la rate, et formé par le bourgeonnement de l'extrémité du canal de Santorini. Or ce pancréas juxta-splénique est, comme l'a signalé **Brachet** depuis longtemps (1896), de structure différente, et, comme il l'a nettement vu depuis, presque exclusivement formé par un énorme îlot de Langerhans. Comme structure et comme disposition générale (péduculisation à l'extrémité du canal dorsal), il est donc très analogue aux pancréas accessoires des Ophidiens, bien qu'il

1. Citons pour mémoire ici une nouvelle note de **Giannelli** sur le *Seps* (**46**). Pour lui le bourgeon ventral gauche ne s'atrophie pas. **Orru** (**47**), chez le *Gongylus*, est du même avis.

paraisse homologue à une portion plus considérable du pancréas dorsal de ces derniers, et tout au moins à toute la région *juxta-splénique*. C'est sans doute du reste ce qu'a voulu indiquer Tecqmenne en nous empruntant ce dernier mot.

Nous avons déjà, dans notre premier mémoire, fait un rapprochement du même genre avec le *prolongement caudal du pancréas dorsal* du *Seps* qui, d'après Giannelli, offre la même constitution. Chez les Sauriens et les Ophidiens, d'une façon générale, l'extrémité de l'axe de végétation du canal de Santorini a donc une prédilection particulière a donner du tissu endocrine, et ce tissu à s'isoler en un organe plus ou moins distinct du reste, en un véritable petit pancréas endocrine.

Récemment Glas (40), chez la Couleuvre à collier précisément, a voulu donner une autre interprétation de quelques-uns de ces faits. Il voit, dès le moment où le bourgeon pancréatique dorsal commence à se pédiculiser (embryon de 3 mm. 5), ce bourgeon se bilober. L'un des lobes donnera uniquement du tissu pancréatique; l'autre, dirigé en avant, représenterait l'ébauche commune de la portion antérieure du pancréas et de toute la rate : il l'appelle bourgeon liéno-pancréatique. Il se distinguerait de très bonne heure par une structure spéciale, étant formé en partie d'amas cellulaires à contours plus ou moins effacés, avec ordonnance en cordons peu nette. Le bourgeon liéno-pancréatique de Glas est évidemment ce que Giannelli et nous considérons comme l'extrémité endocrine du bourgeon pancréatique. Ce n'est pas le lieu dans ce mémoire (nous espérons y revenir bientôt) de traiter à fond la question des rapports de la rate et du pancréas chez l'embryon et chez l'adulte; cela nous entraînerait trop loin. Mais nous pouvons dire que, dût le pancréas apporter une contribution à l'édification de la rate, ou livrer des éléments à cet organe chez l'adulte, nous pouvons dès maintenant, en nous appuyant sur les embryons de Vipère et de Couleuvre décrits, considérer le bourgeon que Glas appelle liéno-pancréatique comme étant destiné à donner, surtout et avant tout, du tissu pancréatique endocrine; puisque de très bonne heure il offre la structure endocrine caractéristique, puisqu'il a tendance à la conserver toute la vie.

LE TISSU DU PANCRÉAS AUX DIVERS STADES FONCTIONNELS

Nous n'avons étudié jusqu'à présent le pancréas qu'à l'état de repos, et en prenant pour type un animal à jeun depuis peu de temps (6 jours). Nous devons maintenant profiter du grand nombre de sujets que nous avons pu examiner en des conditions très différentes, pour jeter un coup d'œil d'ensemble sur les variations fonctionnelles du tissu, en portant surtout notre attention sur les îlots de Langerhans. Bien entendu, il ne peut être question aujourd'hui que d'une première et simple esquisse, la question étant excessivement complexe.

Nous avons expérimenté sur des animaux toujours à jeun d'abord depuis au moins 15 jours à un mois, ce qui n'a rien d'anormal chez les Ophidiens. Isolés dans un aquarium à sec grillé et fermé dès leur entrée au laboratoire, ils n'avaient à leur disposition que de l'eau. A chacun des animaux ainsi préparés nous donnions comme repas une Grenouille vivante, qu'il avalait sous nos yeux, et nous le sacrifiions[1] au bout d'un temps variable, compté à partir du moment où la Grenouille avait disparu tout entière. Quelques-uns ont été nourris isolément, beaucoup d'autres par séries dans des conditions rigoureusement identiques (telles sont les Couleuvres A et B, — F, G, H, I, — J, K, M, N). Il nous sera plus commode de réunir ici toutes ces séries en une seule dans le tableau suivant[2] :

Couleuvre	A (35)	a mangé	1	heure 1/2	avant.
—	B (36)	—	3	heures	—
—	C (37)	—	6	—	—
—	D (38)	—	12	—	—
—	E (34)	—	24	—	—
—	F (4)	—	2	jours	—
—	G (5)	—	4	—	—
—	H (6)	—	6	—	—
—	I (8)	—	10	—	—

1. Les fixations étaient toujours multiples.
2. Les numéros sont les numéros d'ordre des fixations.

Couleuvre	J (18)	a mangé........	72	jours	avant.
—	K (19)	—	76	—	—
—	L (33)	—	82	—	—
—	M (20)	—	87	—	—
—	N (21)	—	93	—	—

Nous mettrons dans une série supplémentaire quelques animaux étudiés dans des conditions différentes, moins précises, c'est-à-dire sacrifiés simplement tant de jours après leur entrée au laboratoire, c'est-à-dire à jeun depuis cette date *au moins*.

Ce sont :

Couleuvre	T (13)	n'a pas mangé depuis au moins	31	jours
—	U (26)	—	39	—
—	V (27)	—	41	—
—	X (7)	—	41	—
—	Y (16)	—	48	—

Nous allons décrire très rapidement les principales[1] modifications que nous avons observées, en commençant par le tissu exocrine, en finissant par les îlots.

Modifications du tissu exocrine ordinaire. — Nous devons établir en premier lieu que les modifications du tissu exocrine varient quelque peu avec les points. Il nous faudra étudier à part, sous le nom de *zones péri-insulaires*, les zones plus ou moins minces qui entourent immédiatement les îlots. Laissons-les provisoirement de côté, et parlons seulement d'abord du tissu exocrine dans la majeure partie de l'organe, du tissu exocrine ordinaire.

Partant de l'animal nourri depuis six jours (couleuvre H) que nous avons pris jusqu'ici comme type, nous rappellerons que les grains de zymogène y sont déjà peu abondants, petits; des acini entiers n'ont que quelques grains épars. On ne trouve dans les lumières et les canaux que des vestiges de sécrétion. Les corpuscules paranucléaires sont présents partout, généralement sous forme de calottes épaisses.

1. Nous nous réservons de revenir sur l'étude plus détaillée de certaines de ces modifications; nous voulons surtout mettre en regard ici les deux variétés de tissu.

Sur des animaux à jeun depuis une plus longue période, les lumières des acini et des canaux sont généralement vides de sécrétion.

Les *grains de zymogène* vont diminuant de nombre et de taille. Au dixième jour (Couleuvre I), ils sont très petits, et très clairsemés. A partir du soixante-douzième jour (c'est-à-dire sur les Couleuvres I, K, L, M, N), ils ont généralement disparu de la presque totalité des cellules. Ce n'est que de place en place qu'on peut en retrouver quelques-uns.

Les *corpuscules paranucléaires* augmentent au contraire d'épaisseur. Les formes volumineuses, irrégulières, que nous avons décrites après dissociation par l'acide osmique avaient été isolées sur la couleuvre X, à jeun depuis au moins quarante et un jours. Sur les animaux à jeun de soixante-dix à quatre-vingt-dix jours ils ont des aspects analogues. Devenus énormes, ils tendent à remplir la cellule, à entourer le noyau. Souvent ils s'en détachent, se glissent sur ses côtés, et parviennent jusque dans la zone apicale, s'allongeant, se déformant pendant cette migration. Sur les couleuvres L, M, ils sont assez souvent multiples, formant parfois deux croissants, accolés aux côtés opposés du noyau.

Ils tiennent d'autant plus de place dans la *cellule* que celle-ci a considérablement diminué de volume, est souvent grêle, allongée, fortement colorable dans son ensemble, souvent presque remplie par son noyau et son paranucléus. Les acini sont naturellement beaucoup plus petits aussi, rétractés. Leur largeur est, à celle des acini typiques d'abord décrits, dans le rapport du simple au double.

Par conséquent, dès que son activité fonctionnelle n'est plus excitée par une nouvelle ingestion de nourriture, la cellule exocrine résorbe peu à peu son zymogène[1], et n'en forme plus; elle diminue de taille, tend vers l'atrophie résultant de l'inactivité. Pourtant elle conserve tous ses éléments essentiels : protoplasme, noyau, paranucléus, et l'accroissement lent mais

1. Elle le résorbe, elle ne le rejette pas; — car on trouverait, tant qu'il en existe, un secretum dans les canaux, — car les grains présents à un moment donné diminueraient de nombre, mais non de taille.

continu de celui-ci, dont la substance représente une réserve pour les élaborations futures [1], montre qu'elle n'a pas perdu ses propriétés d'élément sécréteur, qu'elle est capable de récupérer son activité fonctionnelle et d'élaborer un nouveau matériel de sécrétion. Et pourtant, sur les dernières Couleuvres, l'organisme était épuisé par un jeûne de près de trois mois, la maigreur était grande, et sous l'influence des premiers froids venant s'ajouter, plusieurs animaux dans les mêmes conditions avaient succombé. Nous avons donc étendu l'inanition jusque vers ses extrêmes limites [2].

L'aspect des coupes est tout différent sur les animaux qui sont au contraire aux divers stades de la digestion. Il faut rappeler d'abord que la Couleuvre, se nourrissant de petits animaux entiers, et ne divisant pas sa proie, qui arrive intacte dans l'estomac, la durée de la digestion stomacale est très longue. Nous avons pu établir que pour une Grenouille elle dépasse quarante-huit heures. Au bout d'une heure et demie (Couleuvre A) elle n'était pas commencée; la Grenouille, encore vivante, remuait dans l'estomac, et lorsqu'il fut ouvert, et qu'elle fut lavée du mucus qui l'engluait, elle s'enfuit, heureuse d'en être quitte à si bon compte. Nous avons gardé pendant plusieurs semaines au laboratoire ce nouveau Jonas, qui paraissait absolument intact. Au bout de trois heures (Couleuvre B) la Grenouille était étendue tout de son long dans l'estomac, bien morte. Les membres postérieurs qui touchaient au pylore par leur extrémité commençaient à être attaqués. Après six heures (Couleuvre C) ils étaient en pleine digestion, le muscle en voie de dissociation, et l'os à nu par places; la peau était attaquée jusqu'au-dessus de la région lombaire. Au bout de douze heures (Couleuvre D) le squelette était presque à nu dans la moitié antérieure, pénétrée la première, mais les membres postérieurs étaient intacts. Ils l'étaient encore à la vingt-quatrième heure. Après deux jours (Couleuvre F), l'estomac ne contenait plus qu'une petite quantité d'un magma grisâtre,

1. Voir XIIIe Congrès international de Médecine, Paris, 1900, section d'histologie.
2. Ce qui ne veut pas dire qu'avec des précautions et en choisissant une meilleure saison on ne pourrait pas les dépasser.

semi-liquide, mais au milieu duquel on retrouvait le squelette de la Grenouille complet et à peu près complètement nettoyé, avec os et ligaments en place, comme dans une préparation anatomique. Enfin au quatrième jour seulement (Couleuvre G) l'estomac était complètement vide et revenu sur lui-même; l'intestin grêle était presque vide.

Le pancréas prend en général pendant la digestion, comme nous l'avons vu, une couleur blanc jaunâtre, plus ou moins nuancée de rose suivant l'état de congestion, et son opacité augmente; mais il n'y a guère que sur la Couleuvre E que les îlots soient devenus presque invisibles sur ce fond.

Le suc pancréatique commence à s'amasser sous forme d'un coagulum très mince, à la troisième heure, mais dans certains acini seulement.

Ce qui frappe surtout dans les premiers stades de la digestion, c'est qu'il semble se former relativement peu de grains de *zymogène* nouveaux; les anciens s'éparpillent dans toute l'étendue du corps cellulaire, et y augmentent peu à peu de volume. On en trouve déjà d'assez gros au bout d'une heure et demie, d'énormes (au moins deux fois comme le nucléole) à la sixième heure; de sorte qu'un petit nombre d'entre eux, épars dans tout l'élément et peu serrés, suffisent à donner l'impression qu'il en est chargé. L'existence d'un groupement apical régulier est assez rare, plus fréquent pourtant à la sixième heure; mais il dépasse rarement alors la moitié de la hauteur; même à ce moment, beaucoup de cellules n'ont encore que quelques grains épars. Enfin ces grains de la première période, relativement peu augmentés de nombre, sont de taille et de distribution extrêmement irrégulières. On en trouve de très petits et de très gros dans le même élément; on trouve côte à côte des cellules presque vides et des cellules riches en préferment. A la sixième heure pourtant se dessinent d'assez larges zones plus riches en grains que les voisines.

Ce n'est guère qu'à la vingt-quatrième heure (E) qu'on assiste nettement à une véritable poussée abondante de nouveaux grains. Dans toute l'étendue du pancréas, dans les régions restées jusqu'ici très pauvres, il s'est constitué maintenant

presque partout un amas apical où dominent les grains petits et moyens. Vers la base des cellules, d'autre part, on trouve souvent des *ergastidions* (c'est-à-dire des filaments ou des corpuscules d'ergastoplasme), et surtout des chapelets de trois à six petits grains, souvent complètement isolés au milieu du cytoplasme basal, encore reliés entre eux par une traînée ergastoplasmique plus sombre que le fond. Ce sont des signes manifestes de la formation de nouveaux grains. Enfin il existe de larges aires plus sombres, déjà visibles à l'œil nu, où les éléments sont à peu près bourrés de grains gros et moyens.

Le jour suivant (Couleuvre F), les grains de Cl. Bernard sont abondants, pas très gros en général, mais ils forment généralement un groupe apical assez serré, occupant la moitié de la hauteur de la cellule. Enfin au bout de quatre jours ce groupe diminue d'importance : dans beaucoup d'éléments il est réduit à quelques grains, en général petits, quelquefois très petits. Très souvent ils sont disséminés sans ordre dans tout l'élément.

Dès la troisième heure, la plupart des *paranucléi* ont disparu ou sont en voie de disparition. Quelques cellules en ont encore un, en croissant assez épais, offrant les réactions ordinaires; la plupart en sont privées. Dans un certain nombre, on rencontre un corpuscule moins coloré, à bords bien moins nets, qui semble être en voie de dissolution. On le trouve souvent sur le côté du noyau, détaché de lui, parfois fragmenté.

A la 48e heure, les paranucléi ont reparu, mais sous forme de croissants petits et minces; accolés au noyau, qui, au 4e puis au 6e jour, augmentent progressivement d'épaisseur, et ne cesseront d'augmenter, comme nous l'avons déjà vu.

Ainsi donc, dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placés, on voit, peu après l'ingestion des aliments, mais très lentement, la quantité de préferment augmenter dans le pancréas, d'abord par accroissement de volume des grains anciens, puis, de la 12e à la 24e heure surtout, par l'élaboration en grand nombre de petits grains nouveaux. De bonne heure les paranucléi se dissolvent dans le cytoplasme, sans doute pour lui apporter les matériaux nécessaires à cette élaboration. Il com-

mence à s'en refaire de nouveaux avant que la digestion ne soit achevée. L'excrétion commence, très discrète, vers la 3e heure.

Les zones péri-insulaires et leurs modifications. — Quand on examine les coupes de certains pancréas relativement pauvres en zymogène, on est frappé par une disposition particulière que nous avions déjà remarquée chez la Vipère (c'est là que nous avons mesuré les plus gros grains de zymogène), mais dont nous n'avions pas encore parlé, ne pouvant en donner une explication satisfaisante. C'est sur les Couleuvres X et Y que cette disposition est particulièrement évidente. Elle est encore très nette chez les autres animaux de la même série (sauf T), et chez la Couleuvre F. On la trouve plus ou moins marquée chez toutes les autres, sauf pendant la digestion.

Si nous prenons comme type de description la Couleuvre X, voici comment elle se présente. Dans la plupart des acini (pl. XI, fig. 2) les grains de zymogène, très petits, ne constituent plus qu'un semis apical très discret, ou sont dispersés en petit nombre dans tout l'élément (*c*). Au contraire, au voisinage immédiat des îlots, et à mesure qu'on s'en rapproche, ces grains augmentent rapidement de taille et de nombre, si bien que la dernière rangée de cellules acineuses principales, contiguë à l'îlot, est généralement bourrée de gros grains (*a*), remplissant tout le corps des éléments. Par places les grains sont plus serrés et encore plus volumineux qu'ici. Il en résulte que chaque îlot, à un faible grossissement (après safranine-gentiane-orange), se présente comme une tache de fine poussière violette, occupant le centre d'une tache rouge plus large constituée par un semis de gros grains, et lui formant par conséquent une ceinture complète. Cette zone, nettement limitée du côté de l'îlot, va en se dégradant extérieurement, les grains devenant plus petits et moins nombreux, et se relie ainsi graduellement au reste du tissu exocrine. Il est donc assez difficile de préciser ses limites; pourtant on peut dire que la modification n'est bien accentuée que sur la largeur de 1 à 3 acini. Au delà ce n'est plus qu'une sorte de pénombre. La bande que nous avons représentée (pl. XI, fig. 2), taillée à travers une de ces zones, a été dessinée après

fixation au liquide D, suivie de la triple coloration safranine-gentiane-orange. Le liquide de Bouin, le liquide de Flemming, ne fixant pas en général les grains de zymogène, donnent des images un peu différentes mais très intéressantes aussi (pl. XI, fig. 3, 4, 5). Alors que les cellules des acini ordinaires, petites, *a* (4), ne montrent qu'un cytoplasme vaguement granuleux, vaguement vacuolisé par places, les cellules des zones péri-insulaires, *b* (5), *c* et *d*, sont criblées de vacuoles, souvent énormes, occupant la place des grains de préferment dissous. Enfin, notons que les paranucléi, qui sont en général très épais dans les cellules acineuses ordinaires (*a*), sont minces dans les cellules des zones les plus voisines de l'îlot (*b*), ou peuvent même faire complètement défaut (*c* et *d*). Le sublimé, qui fixe les grains de Cl. Bernard plus fidèlement encore que le liquide D, est le réactif de choix pour permettre de reconnaître rapidement l'étendue des zones. Après coloration à la safranine, puis au picro-indigo-carmin riche en acide picrique (ou même simplement à l'acide picrique), les îlots, dont les grains sont à peine colorés, ressortent en jaune à un faible grossissement, et même à l'œil nu, au centre de taches d'un rouge vif à bords dégradés.

Sur la Couleuvre Y, les zones péri-insulaires étaient encore plus nettes, mais avaient des caractères un peu anormaux. Très larges (2-4 acini), elles étaient beaucoup mieux limitées extérieurement que d'ordinaire, car la dégradation était très rapide, et on arrivait presque de suite à des acini à peu près vides de grains, vides parfois, et à cellules très petites. Les gros éléments des zones, doubles de taille, bourrés de gros grains, n'en tranchaient que mieux sur le fond. En général, quand celui-ci est aussi pauvre en zymogène, les zones sont loin d'être aussi marquées.

En effet, sur les animaux à jeun depuis un plus long temps (72 jours et au delà), le caractère des zones se modifie, vu l'absence de zymogène dans les acini ordinaires. Elles ne représentent plus qu'une ceinture d'acini, différents des autres parce qu'ils contiennent encore un peu de préferment. Mais ils en ont de moins en moins. Sur la Couleuvre F, par exemple (72 jours), les zones sont peu marquées, minces, incomplètes, représentées

seulement par des acini restés plus larges, et qui ont gardé des grains de zymogène petits, remplissant seulement du tiers au quart de la hauteur de la cellule, ou disséminés, rares, souvent absents dans une partie des cellules de l'acinus. Sur la Couleuvre L (82 jours), elles étaient encore moins marquées, souvent réduites à l'épaisseur d'un acinus, manquant ailleurs, ne faisant plus une ceinture continue. En général toutes leurs cellules avaient des paranucléi, souvent encore plus petits qu'ailleurs.

Sur les animaux en digestion le spectacle est tout différent. Dès le 1er stade (A, 1 heure et demie) on ne retrouve plus les zones péri-insulaires, ou on ne les retrouve qu'à l'état de vestiges en quelques points. Souvent, au contraire, les cellules qui bordent immédiatement l'îlot sont très pauvres en grains, ou même vides de grains, alors qu'un peu plus loin ceux-ci deviennent plus abondants. La chose est encore plus marquée à la 3e heure; par places il semble que, dans la portion dégradée, la pénombre a persisté tandis que la zone elle-même a disparu. Plus tard, tout le tissu exocrine se charge plus ou moins de grains, comme nous l'avons vu; les aires les plus riches ne sont pas toujours au voisinage des îlots, et en tout cas ne les entourent pas. C'est seulement à la 48e heure, quand le zymogène commençait à diminuer, que nous avons vu assez soudainement reparaître les zones péri-insulaires. Sur la Couleuvre F, en effet, elles étaient assez marquées. Plus tard on les retrouvait, mais elles semblaient plutôt diminuer peu à peu du 2e au 10e jour.

En résumé, les zones péri-insulaires apparaissent vers la fin de la digestion. Mais elles ne prennent un accroissement plus considérable qu'après un assez long jeûne (1 à 2 mois). Au delà elles diminuent de nouveau, ne se distinguent plus bientôt que parce qu'elles contiennent les derniers petits grains de zymogène restants dans le pancréas. Mais elles en contiennent encore un peu, même après 3 mois de jeûne, même alors qu'il a disparu de tous les autres acini, même alors que l'organisme est épuisé, et que la plupart des animaux conservés dans ces conditions succombent [1].

1. Notons enfin qu'il y a d'assez grandes différences individuelles, dont la Couleuvre Y offre un exemple frappant, et que d'ailleurs, dans un même pan-

Quelle peut être la signification de cette disposition, si singulière au premier abord? Jarotsky (22) (1899), chez la Souris à jeun depuis un assez long espace de temps, a le premier, croyons-nous, publié des faits analogues à ceux que nous avions déjà observés, et que nous venons de décrire. Les cellules du parenchyme les plus voisines des îlots, dit-il, prennent un aspect tout particulier. Cela consiste en une augmentation de volume de ces cellules, et une forte accumulation de grains de zymogène; elles en sont littéralement bourrées (vollgestopft). Après emploi de l'éosine, les îlots semblent entourés d'une véritable ceinture rouge.

Diamare (19) répond qu'il trouve des îlots dans des parties très riches en zymogène, comme dans d'autres au contraire très pauvres; il pense donc que la richesse en préferment observée parfois au contact des îlots est un fait accidentel. Notre description précédente montre suffisamment, croyons-nous, que c'est au contraire une disposition très constante, mais à l'état de jeûne seulement.

Venons-en aux tentatives d'explication. Jarotsky incline à conclure de là que les îlots contribuent à la formation de l'un des ferments du suc pancréatique, et de préférence de la stéapsine[1], sécrètent une substance qui par diffusion peut se répandre dans les acini voisins, et fournir à leurs cellules des matériaux nécessaires à l'élaboration de ce ferment.

Nous ne pouvons guère partager cette opinion. D'abord pour la plupart des raisons qui nous ont amené à soutenir le rôle endocrine des îlots. Ensuite, n'est-il pas singulier d'admettre que les seuls acini voisins des îlots seraient capables de fabriquer un ferment spécial, contenu dans le grain de Cl. Bernard? Comment expliquer avec cette hypothèse que les zones péri-insulaires de la Couleuvre sont au maximum de charge, non pas au moment de l'acte digestif ni immédiatement après, mais au bout de plus d'un mois de jeûne, et qu'elles persistent encore sur des animaux inanitiés depuis 3 mois, au moment où dans la

créas, les zones, bien qu'ayant des caractères communs, ne sont pas également développées autour de tous les îlots.

1. Parce que ces ceintures sont également marquées dans la diète de graisse.

majeure partie de la glande exocrine aucun ferment ne se forme plus, où les derniers grains de Cl. Bernard se sont même résorbés? Dans quel but les îlots et les cellules voisines continueraient à élaborer un ferment digestif spécial, alors que chez l'animal tout ce qui concourt à la digestion est dans l'inactivité et tend même à s'atrophier?

Nous chercherons donc dans une direction toute différente. Quand on suit les modifications des zones au cours de la période d'inanition, ce qui frappe particulièrement, c'est la grande variabilité de leurs caractères, puisqu'à certains moments leurs cellules peuvent être bourrées d'énormes grains de zymogène, à d'autres (jeûne de 2 mois et demi à 3 mois), elles ne contiennent plus que quelques grains fins. Le seul caractère permanent c'est celui-ci : alors que pendant l'inanition, les cellules acineuses en général subissent une sorte de régression fonctionnelle, en perdant peu à peu leurs grains et une partie de leur volume, les zones péri-insulaires représentent des régions limitées où cette régression, quel que soit son degré, est toujours moins avancée que dans la majeure partie de l'organe. C'est précisément ce retard dans la régression qui les caractérise.

En quoi consiste essentiellement ce retard? Est-ce que la cellule, devenue inactive ailleurs, continuerait à produire ici du préferment? Certainement elle peut en produire encore, à certains moments tout au moins, puisqu'il est exceptionnel, même en pleine digestion, de rencontrer des cellules aussi bourrées qu'elles le sont à une certaine période dans les zones, puisque d'autre part les paranucléi y ont disparu aux points les plus chargés, ce qui n'arrive dans la cellule que lors d'une poussée élaboratrice nouvelle. Mais nous croyons pouvoir dire que, avant tout, elle conserve longtemps les grains formés vers la fin de la dernière digestion, et accroît leur volume. En effet, qu'advient-il du préferment, la digestion une fois finie? Dans la majeure partie de la glande les grains de Cl. Bernard après avoir d'abord rechargé la cellule, deviennent de plus en plus petits, puis disparaissent à la longue. Il est peu vraisemblable qu'ils soient excrétés, puisque bientôt lumières acineuses et canaux sont absolument vides; ils sont donc dissous et résorbés;

leur substance est vraisemblablement dissociée, remaniée et utilisée pour la nutrition des éléments. Or les gros grains qui existent dans les zones péri-insulaires vers la fin de la digestion ne sont pas davantage excrétés. A aucun moment, même quand les zones étaient au maximum de largeur et remplies des plus gros grains (Couleuvre Y), nous n'avons pu y trouver de sécrétion dans les lumières; les grains sont donc simplement conservés plus longtemps qu'ailleurs, et susceptibles d'augmenter de taille. Mais, utilisés peu à peu, ils finissent pourtant, après une longue période de jeûne (2 mois et demi à 3 mois), par se résorber aussi plus ou moins, puisqu'ils diminuent de nombre et de volume.

Nous arrivons donc à cette première conclusion: *au contact des îlots les cellules acineuses résistent plus longtemps que partout ailleurs à la régression résultant du non-fonctionnement, de la privation d'excitation; elles conservent leurs grains de zymogène, augmentent leur volume, en produisent même de nouveaux.* C'est donc que le voisinage des îlots exerce une action excitatrice sur ces cellules, une action indépendante de tout acte digestif. Ce ne peut être, comme nous l'avons montré, les acini qui ont besoin de la sécrétion des îlots, ce sont donc les îlots qui ont besoin de la présence du zymogène autour d'eux.

Ce fait n'est pas pour nous étonner. Nous avons en effet vu depuis longtemps chez l'embryon de Mouton (21) (1896), qu'au moment de la transformation des acini en îlots secondaires, les grains de zymogène disparaissent et qu'on voit apparaître à leur place, mais dans toute l'étendue de la cellule, un semis de très petits grains, auxquels succèdent bientôt de petites vacuoles. Nous avons retrouvé les mêmes faits chez l'adulte. Récemment enfin (1902), en collaboration avec notre élève Gontier de la Roche (41), nous avons montré que, chez le Cobaye adulte, après ligature du canal excréteur, et alors que les acini ont complètement disparu, des pseudo-acini rudimentaires se reconstituent, vers la fin du premier mois, au pourtour des îlots surtout, et viennent, par transformation de leurs cellules à zymogène, contribuer à l'accroissement de ces îlots. Cette transformation a lieu de la même façon : dissolution des grains apicaux, apparition de grains

endocrines beaucoup plus fins dans toute l'étendue de l'élément. Ce dernier fait nous paraît typique. Alors que les acini sont depuis longtemps détruits, alors que la portion liée de la glande est privée de tout moyen de faire parvenir à l'extérieur son ferment, voici que, tardivement, elle se remet à élaborer du zymogène, et cela dans les portions de tubes pancréatiques primitifs qu'on trouve en train de se fusionner aux îlots préexistants, ou de se transformer eux-mêmes sur place en petits îlots. C'est donc que, si la présence du zymogène des cellules exocrines n'est pas absolument indispensable[1] pour l'élaboration de la sécrétion interne, du moins elle favorise considérablement cette sécrétion, en fournissant à la cellule endocrine, au lieu de matière brute, un produit déjà hautement différencié. Aussi, elle devient à ce point nécessaire chez l'adulte, qu'il se développe en certains cas (pancréas lié), des cellules à zymogène dans le but unique, semble-t-il, de fournir aux îlots ce préferment.

Enfin nous avons vu dès le commencement de la digestion (1 h. 1/2) non seulement les zones disparaître, mais des sortes de zones inverses, plus pauvres en zymogène que le reste de l'organe, se produire au contact même de l'îlot. Cette raréfaction subite du zymogène en un tel point, alors qu'il commence à augmenter partout ailleurs, alors que l'excrétion n'est pas commencée, ne montre-t-elle pas jusqu'à l'évidence que le préferment est résorbé en ces points au bénéfice du tissu endocrine voisin, au moment où celui-ci va avoir à travailler au remaniement de certaines des substances absorbées (glucose)?

Mais si les zones péri-insulaires conservent et accroissent leurs

1. Puisque les îlots primaires se forment chez l'embryon (Mouton) avant l'apparition du zymogène. Mais il est à remarquer que la sécrétion semble s'y constituer d'emblée à l'état de fines vacuoles. C'est une sorte de phénomène d'essai de sécrétion, de présécrétion, qui, à l'image des phénomènes de prespermatogénèse, donne probablement un produit moins parfait, et par des moyens plus simples. Chez l'embryon des Ophidiens, nous voyons bien des grains endocrines apparaître d'emblée dans les îlots primaires, mais c'est un phénomène de présécrétion du même genre, précédé lui-même d'un stade encore plus simple, où le produit de sécrétion (2e embryon) apparaît à l'état diffus (peut-être en réalité en de très petites vacuoles), dans le cytoplasme basal, dont il augmente l'élection pour les colorants.

grains pour l'usage des îlots, comment a lieu le transport des premières dans les secondes?

Le moyen le plus simple, souvent utilisé sans doute, est celui que nous connaissons déjà. Les îlots s'accroissent; les cellules qui d'exocrines deviennent endocrines apportent donc tout naturellement leur zymogène dans l'îlot, comme tout le reste de leur contenu. Ainsi dans la figure 3, planche XI, les deux cellules à zymogène, *c*, *d*, qui représentent une sorte de lunule rudimentaire à l'extrémité d'un cordon et à la périphérie d'un îlot, semblent n'avoir plus qu'un pas à faire pour entrer dans la constitution de cet îlot, où elles sont déjà enclavées.

Mais est-ce la seule façon dont les éléments exocrines puissent contribuer à l'élaboration du grain de sécrétion interne? L'accroissement des îlots semble lent; nécessiterait-il seul cette accumulation parfois énorme de zymogène autour d'eux? **Jarotsky** admet un transport de substance du tissu exocrine à l'endocrine par diffusion; ne devons-nous pas admettre pareil transport en sens inverse? Evidemment c'est un processus qui semble au premier abord un peu singulier, mais n'est-ce pas parce qu'il est peu connu? et un certain nombre de sécrétions internes n'empruntent-elles pas cette voie élémentaire? Ici la dissolution, puis la diffusion du zymogène à travers le corps d'une même cellule sont évidentes, quand les gros grains apicaux disparaissent sans se fragmenter, et quand il reparaît dans toute l'étendue du cytoplasme une fine poussière de grains endocrines. Serait-il donc impossible que la diffusion franchisse les limites de la cellule, et à un moment donné une double membrane propre, pour arriver jusqu'aux cordons voisins? Nous ne le croyons pas, et il n'y a guère moyen d'expliquer autrement la disparition rapide des zones et la raréfaction du zymogène tout autour de l'îlot dès le début de la digestion.

Enfin les zones péri-insulaires offrent un aspect particulier autour des îlots qui constituent le noyau des pancréas accessoires. En ces parties on trouve toujours, même quand le pancréas est presque épuisé, de très gros grains de zymogène, énormes parfois. C'est la dernière région exocrine qui reste riche en préferment, parce que c'est une région essentiellement annexe de

la masse endocrine de l'îlot; c'est celle dont la richesse varie le moins parce que ce sont aussi les îlots les plus invariables, comme nous le verrons bientôt.

Modifications des ilots. — En face des profondes modifications qu'offre au cours du jeûne le parenchyme exocrine, modifications retardées seulement dans les zones péri-insulaires, mais finissant par s'y étendre, les îlots frappent au contraire au premier examen par leur *invariabilité relative*, et l'on comprend que bien des auteurs aient considéré cette invariabilité comme absolue. Qu'on prenne en effet l'îlot de la Couleuvre aux différentes périodes de la digestion, ou après un jeûne plus ou moins prolongé (jusqu'à 2 et 3 mois), il apparaît d'abord toujours identique à lui-même. Alors que la cellule exocrine diminue de volume et perd complètement son zymogène, tend à s'atrophier, la cellule endocrine conserve sa taille et reste plus ou moins bourrée de grains; l'îlot continue à trancher par sa fine poussière granuleuse (violette par la coloration de Flemming) sur le tissu environnant; la quantité totale de tissu endocrine dans l'organe paraît être assez sensiblement la même, les variations individuelles pouvant être plus marquées que celles qu'on trouve aux différents stades fonctionnels. Cette première constatation nous paraît extrêmement importante, parce qu'elle montre bien que la cellule endocrine ne joue aucun rôle dans la sécrétion externe. C'est donc que son travail sécréteur n'intervient point dans la digestion, acte temporaire, mais dans une autre fonction, dans une fonction persistante malgré la longueur du jeûne, et variant peu : ce ne peut être que la fonction de nutrition. Cette cellule ne peut donc livrer qu'une sécrétion interne, qui, indépendamment de l'état de digestion ou de jeûne, devra être versée dans le sang tant que subsistera la nutrition des tissus, c'est-à-dire, à peu de chose près, tant que durera la vie de l'animal. Il nous a semblé d'ailleurs que les plus grandes différences observées dans l'abondance des granules étaient souvent des différences individuelles, ce qui s'explique parfaitement avec notre interprétation, les conditions de nutrition générale intime pouvant différer considérablement chez des individus

ayant pris leur dernier repas à la même époque. Nous verrons bientôt que certaines expériences, capables de faire varier les conditions de nutrition sans l'intervention de l'acte digestif, viennent encore à l'appui de cette manière de voir.

Est-ce à dire que la cellule endocrine soit absolument invariable? Est-ce à dire surtout que chaque îlot, pris individuellement, ne soit susceptible de changements considérables? Évidemment non, puisque nous avons déjà montré plus haut des exemples nets de l'évolution des îlots. Nous n'avons pas à y revenir ici, mais il nous reste à voir si les différents stades fonctionnels ont une influence sur cette évolution.

Nous venons de dire que l'invariabilité de la quantité de tissu endocrine et de matériel de sécrétion accumulé n'était que relative; examinons maintenant les îlots de plus près, et cherchons quelles sont les variations qu'on y peut trouver.

A tous les stades, avons-nous dit, la quantité de tissu endocrine paraît être à peu de chose près la même, puisque les variations individuelles l'emportent sur les variations dues à ces stades. Pourtant, nous croyons pouvoir établir l'existence d'un maximum après un certain temps de jeûne, d'un minimum au contraire dans l'inanition prolongée jusque vers le troisième mois. En effet, l'examen du pancréas à l'œil nu et l'examen des coupes nous montrent les îlots plus gros et plus abondants que d'ordinaire, dans la région juxta-splénique, chez les Couleuvres H, I, U et X, chez ces deux dernières surtout. Au contraire, ils sont en général plus petits, plus grêles, plus allongés, quelquefois égrenés en chapelet, sur les Couleuvres J et L. Nous devons mettre en garde ici contre une cause d'erreur. Il est indispensable, quand le contour des îlots ne paraît pas très nettement arrêté à l'œil nu ou à la loupe, de contrôler par l'examen des coupes. Chez certains animaux où les zones péri-insulaires sont très chargées, elles forment autour de l'îlot une sorte de halo blanchâtre, opaque, dégradé, qui masque ses vrais contours et le fait paraître bien plus large qu'il n'est en réalité. C'est ainsi que le pancréas de la Couleuvre Y nous avait d'abord absolument trompé. L'examen des coupes, et d'un plus grand nombre d'animaux, nous a convaincu que les variations étaient

moins grandes que nous ne l'avions cru tout d'abord et dit dans nos notes préliminaires (11 et 12).

A tous les stades, d'autre part, on trouve dans les îlots non seulement une très grande quantité de grains endocrines, mais les deux variétés de ces grains, les fins de nouvelle formation, et les mûrs. A tous les stades par conséquent il peut s'en élaborer de nouveaux. Mais les grains jeunes sont particulièrement abondants pendant la digestion. Dès les premières heures, nombre decellules marginales en sont bourrées, quelquefois à leur base seulement. A la 6e heure, à la 24e, à la 48e, nous trouvons des rangées complètes de cellules ainsi chargées, en certains points localisés surtout. Au contraire les grains mûrs, qui paraissent rester toujours les plus nombreux, prédominent de plus en plus dans l'inanition. Sur les Couleuvres J et L ils sont au maximum[1]. Enfin pendant les jours qui suivent la digestion, il est exceptionnel de trouver des grains très gros, c'est-à-dire plus gros que certaines fines granulations zymogènes. Au contraire, dans les cas de jeûne prolongé, on en voit apparaître un assez grand nombre, et certaines cellules peuvent à la fin en être bourrées (Pl. XI, fig. 9, 10). Les éléments à granulé grossier sont très souvent polyédriques et relégués vers le centre des cordons. Il semble que ce soient des cellules qui, n'arrivant pas à la périphérie, n'ont pas eu l'occasion de se vider de leur matériel de sécrétion, et ont eu au contraire tout le temps nécessaire pour augmenter, engraisser leurs grains. Ce qui tend à confirmer cette interprétation, que nous substituerons volontiers à celle que nous avions donnée chez la Vipère, c'est qu'à la 6e heure, par exemple, on trouve souvent de place en place, dans une rangée de marginales à grains jeunes, des éléments bourrés de grains gros ou moyens, qui se glissent dans le rang pour venir toucher jusqu'au capillaire, et vraisemblablement s'y vider enfin. Mais elles n'y arrivent que par une base rétrécie, leur tête renflée proémine au contraire vers le centre, au-dessus de celles des voisines. On peut donc les ranger parmi les *cellules capitées* décrites chez la Vipère.

1. C'est après un jeûne modéré que les îlots nous ont paru le plus chargés en grains, et en grains généralement mûrs (Couleuvre X).

A des stades très divers enfin, on trouve des signes d'accroissement, de morcellement, de régression des îlots, c'est-à-dire qu'à tous on peut rencontrer des îlots à une période différente de leur évolution. Pourtant on peut constater ceci.

C'est vers la fin de la digestion que nous avons surtout trouvé de petits îlots jeunes en voie de formation[1]. D'autre part, les îlots petits, mais plus volumineux pourtant, abondaient souvent vers la fin du jeûne. Ils nous paraissent plutôt dus au morcellement, que nous devons considérer comme un second mode de formation de petits îlots[2].

Les signes d'accroissement, d'extension, assez nets immédiatement après la digestion, étaient surtout marqués sur les Couleuvres U et X, c'est-à-dire après un assez long jeûne, au moment où les zones péri-insulaires étaient le plus riches. Les îlots étaient souvent hérissés de pointes formées par des traînées périvasculaires de cellules endocrines en voie de différenciation aux dépens des acini voisins.

Mais les signes les plus constants étaient ceux d'appauvrissement et de régression après un jeûne très prolongé (Couleuvres J, K, L, M). En effet, si partout ou presque partout on rencontre des cordons tendant vers la forme tube pancréatique primitif, c'est surtout dans la dernière période de l'inanition que ces dernières formations deviennent de plus en plus abondantes. Presque partout, la largeur de la tige claire centrale semble augmenter. Elle augmente réellement en effet, parce que certains éléments endocrines tendent à devenir plus petits; d'autres, perdant leurs grains, se confondent avec elle. Aux stades les plus avancés, la lumière s'élargit aussi, considérablement parfois; un assez grand nombre de cellules n'ont plus que des grains basaux, enfin les éléments endocrines peuvent disparaître complètement. Il y a donc ici un appauvrissement manifeste du tissu endocrine, qui ne trouve plus les matériaux

1. Rappelons qu'ils étaient également abondants chez le Naja, tué à la 24e heure de la digestion.

2. La vérification de la présence d'un petit îlot de nouvelle formation est très laborieuse, puisqu'elle exige l'examen de séries de coupes; la même image étant donnée par la section d'un prolongement, d'une pointe en voie d'accroissement d'un gros îlot.

de nutrition en quantité assez abondante, ni dans le sang, ni dans les zones péri-insulaires, où le zymogène a considérablement diminué, disparu par places, et ne se renouvelle plus. Vraisemblablement les morcellements fréquents, les émiettements en chapelet d'îlots devenus allongés et grêles, qu'on remarque souvent alors [1], témoignent d'un effort du tissu endocrine, pour augmenter ses surfaces d'absorption en contact avec le tissu exocrine, et, vraisemblablement aussi, quand la chose n'est plus possible, des îlots ou portions d'îlots tendent à entrer en régression. Mais il faut ajouter de suite que, si les cordons appauvris se retrouvent dans presque tous les îlots, très abondants dans certains, un grand nombre de cordons conservent encore à peu de chose près les caractères normaux, et que d'autres îlots voisins peuvent paraître en pleine charge.

La digestion semble donc, lorsqu'elle touche à sa fin surtout, activer simplement les processus d'extension et de formation de nouveaux îlots, et d'élaboration du matériel de sécrétion endocrine. L'excitation vive, le coup de fouet que vient de recevoir l'organe, sa richesse exceptionnelle à ce moment, en préferment (dont bientôt l'excrétion ne sera plus nécessaire), suffisent, croyons-nous, à expliquer ces faits.

Un jeûne quelque peu prolongé, mais qui n'a rien d'anormal chez les Ophidiens (un mois à un mois et demi), semble permettre surtout l'extension lente des îlots existants, qui trouvent encore à leur disposition une large réserve de zymogène dans les zones péri-insulaires, et qui, sécrétant constamment, mais peu, ont le temps nécessaire pour s'accroître. Mais il semble que si le jeûne dépasse un peu trop les limites normales (un mois), si le coup de fouet de l'acte digestif tarde trop, une excitation nerveuse vient y suppléer à un moment donné pour empêcher l'appauvrissement des îlots, puisque nous voyons à ce moment les zones péri-insulaires se développer au maximum, et le tissu endocrine montrer des signes d'extension très marqués.

Enfin un jeûne excessif (deux mois et demi à trois mois),

1. Le processus de morcellement paraît en effet plus accentué, mais moins régulier à ces stades; c'est souvent une sorte d'émiettement par écartement des lobes constituants des gros îlots.

épuisant au contraire l'organisme entier, et le pancréas dont le zymogène tend à disparaître même dans les zones péri-insulaires, les îlots, obligés de continuer à sécréter, de moins en moins probablement, mais continuellement[1], tendent à s'appauvrir, par places surtout. D'où des images de régression, d'où ailleurs un effort pour s'adapter aux conditions nouvelles par des augmentations de surface, des morcellements, qui se traduisent par un aspect moniliforme très marqué, et sont par conséquent un peu différents du morcellement normal.

Évidemment tout cela est un peu hypothétique, et nous ne pouvons pas y insister, mais les expériences suivantes semblent confirmatives.

En effet, nous avons essayé d'obtenir des variations du tissu endocrine en dehors de l'intervention de l'acte digestif, c'est-à-dire en expérimentant sur des animaux à jeun depuis très longtemps, et en changeant les conditions de la nutrition générale. Pour cela, nous avons tenté d'introduire directement du glucose dans la circulation, nous appuyant sur ce fait que la sécrétion interne du pancréas joue un rôle prépondérant dans les transformations du sucre dans l'organisme.

Aux trois Couleuvres K, M, N, qui étaient dans les mêmes conditions de jeûne en ce sens qu'elles avaient pris leur dernier repas ensemble, c'est-à-dire soixante-quinze jours avant, nous avons fait des injections sous-cutanées de glucose pur en solution aqueuse[2]. La Couleuvre K n'a reçu qu'une seule injection de près de dix centimètres cubes de glucose à 1 p. 100, et a été sacrifiée le lendemain. La Couleuvre M a reçu quelques jours après 2 décigrammes de glucose dissous en 2 centimètres cubes d'eau, — autant le second jour, rien le troisième, puis des doses croissantes de 2, 3, 4 1/2, 6 1/2, 10 décigrammes, chacun des jours suivants. Elle fut tuée le lendemain de la dernière injection. Enfin la Couleuvre N reçut

1. La sécrétion interne est évidemment nécessaire tant que continuent les échanges nutritifs; et probablement elle diminue, puisqu'ils diminuent d'intensité.

2. Ces injections étaient faites sous la peau du dos. Les Couleuvres ayant pondu quelques mois avant, et en outre maigri, cette peau était extrêmement lâche, faisait de nombreux plis, et on pouvait pousser au-dessous des quantités relativement considérables de liquide, très vite absorbé.

successivement pendant quatre jours consécutifs les doses considérables de 5 décigrammes, 1 gramme, 1 gr. 1/2, et 2 grammes de glucose, et fut tuée également le lendemain de la dernière injection, au 93e jour du jeûne.

Chacun de ces animaux avait subi avant la première injection une laparotomie exploratrice qui n'a pas paru du reste les affecter notablement. Au cours de cette laparotomie, on tombait très facilement sur la face ventrale du pancréas, dont une partie est accessible à l'observation après enlèvement d'une toile épiploïque, sans qu'il soit besoin de faire de lésion notable des vaisseaux. On avait donc pu ainsi dessiner rapidement l'aspect des principaux îlots juxta-spléniques, et garder ce croquis, en faire un nouveau plus tard au moment de la fixation, et le comparer.

Cette première investigation à la loupe ne nous a donné que peu de résultats, pour les raisons que nous avons dites plus haut. Nous avons simplement pu noter que sur la Couleuvre N, en quelques points, les taches opaques nous ont paru être légèrement augmentées de taille et de nombre.

A l'examen microscopique, K et M différaient peu de L. La quantité de sucre relativement faible offerte à des animaux en un tel état de misère physiologique, avait probablement pu être rapidement et complètement emmagasinée, et utilisée pour la nutrition. M, languissante avant, était redevenue vive et active depuis les injections.

La Couleuvre N au contraire, dont l'équilibre nutritif avait probablement été très troublé par les doses relativement considérables de glucose, pénétrant subitement et coup sur coup dans la circulation, ou qui tout au moins devait avoir le sang surchargé de sucre, offrait un pancréas très intéressant. Les îlots formaient une bordure presque continue au bord antérieur, gros, mais comme déchiquetés, avec des caractères très marqués de dissociation. Les îlots petits et moyens étaient nombreux dans toute l'étendue de l'organe. Deux assez gros se trouvaient jusqu'au bord postérieur.

Comme c'est l'animal qui a jeûné le plus longtemps (93 jours) il ne faut pas s'étonner de trouver plus marqués ici qu'ailleurs

les caractères du pancréas inanitié : absence complète du zymogène dans la plupart des acini, devenus très petits, zones périinsulaires très incomplètes, très peu marquées, très nombreux cordons irréguliers tendant vers le type tube pancréatique primitif, et plus appauvris que jamais. Ici de plus, les cloisons conjonctives pénétrantes partant de la capsule sont plus nombreuses et plus larges; il y a tendance à la sclérose.

Mais en outre, il existe des caractères tout à fait particuliers, dont nous croyons pouvoir rapporter la cause aux injections de glucose. En effet on est frappé, dès le premier examen, par la mauvaise limitation des îlots; on a peine à reconnaître ce qui est cordon et ce qui est acinus. Cela vient de ce que, de place en place, mais surtout à la périphérie des îlots, on trouve des traînées d'acini absolument modifiés. En beaucoup de points les cellules acineuses, qui ont conservé leur disposition normale, leur noyau caractéristique, etc., sont parsemées d'un semis de grains tout à fait spécial. C'est un mélange de quelques grains de zymogène de tailles les plus diverses, et de nombreux petits grains endocrines. Mais ceux-ci, au lieu d'être régulièrement distribués, sont très clairsemés en certains points de l'élément, très serrés plus loin, répartis d'une façon absolument irrégulière. La distribution de ces sortes de cellules mixtes a la même irrégularité : tel acinus n'en contient que 3 ou 4, les unes absolument bourrées d'une fine poussière, au point de ne plus représenter qu'une masse sombre, les autres ne renfermant que le semis irrégulier décrit plus haut, très discret parfois. Ici, les cellules modifiées forment une rangée continue sur tout un côté de l'acinus, là elles l'envahissent presque tout entier. Dans ces cas l'aspect se rapproche de celui d'un cordon endocrine; mais l'acinus s'en distingue encore par ses cellules à protoplasme plus foncé, à noyau arrondi avec gros nucléole, par la disposition différente de ses centro-acineuses, etc., enfin par une tendance encore de ses grains à s'amasser de préférence au pôle apical.

Dans ces cellules, les noyaux sont généralement modifiés, plus petits. La plupart ont conservé le gros nucléole, mais sont en outre remplis de très nombreux grains de chromatine, ce qui

leur donne un aspect foncé, granuleux, tout différent de l'aspect ordinaire. Les paranucléi sont beaucoup moins gros que sur K, L, M, en forme de croissants très minces, quelquefois de petites sphérules, très souvent multiples, apparaissant en plusieurs points de la périphérie du noyau.

Ces faits nous semblent devoir s'interpréter de la façon suivante. La glande était en voie de profond épuisement, ses îlots eux-mêmes appauvris, plusieurs en voie de régression. La surabondance soudaine de glucose introduite dans le sang et les tissus a nécessité une sécrétion interne abondante et rapide. Les îlots étant hors d'état de la fournir et de s'étendre régulièrement d'une façon aussi rapide, il y a une tendance générale des acini à élaborer directement cette sécrétion. D'où apparition de grains endocrines, de cellules mixtes, en des points très nombreux, très divers, mais surtout au contact de l'îlot, dans les zones péri-insulaires qui contenaient encore un peu de zymogène. La cellule s'essaye à en former de nouveau, les paranucléi se dissolvent, d'autres se reforment dans ce but. Mais la cellule épuisée doit pour cela faire un appel suprême au noyau dont la chromatine augmente. Malgré tout, elle échoue souvent, et on trouve des plages où il n'existe pas un grain, mais où le noyau offre les mêmes modifications, où le paranucléus a disparu, où le protoplasme se colore très irrégulièrement, où l'acinus est bouleversé.

Évidemment ce sont des conclusions un peu hâtives, puisqu'elles sont basées sur l'examen d'un seul individu, et tout cela aura besoin d'être vérifié. Mais ces faits cadrent absolument avec ceux que nous avons observés dans d'autres expériences, chez le Cobaye, chez le Chien (41, et note précédente), où l'on voit dans certaines conditions, lorsque les îlots eux-mêmes sont atteints par la sclérose, des cellules des tubes pancréatiques primitifs prendre d'emblée l'aspect de cellules mixtes, ou se remplir de très petits grains, groupés plutôt dans la zone apicale, et qui se comportent en partie comme des grains de zymogène, en partie comme des grains endocrines. Il semble que, dans ces cas désespérés, l'organisme fasse appel à toutes ses réserves pour fournir la sécrétion interne dont le besoin s'impose.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Bien que depuis quelques années les îlots de Langerhans aient été beaucoup plus étudiés que par le passé, les divers auteurs professent à leur égard des opinions encore assez différentes. Nous ne croyons pas que ce soit ici le lieu de faire la bibliographie détaillée de la question, qui, du domaine anatomique pur, a passé dans les domaines expérimental et pathologique[1].

Nous ne ferons que rappeler très rapidement les principales thèses encore actuellement soutenues, et nous limiterons à peu près la discussion aux travaux portant principalement sur le pancréas des Reptiles. C'est lui d'ailleurs qui a précisément fourni, dans ces dernières années, la matière de quelques-uns des mémoires les plus complets sur la question.

Nous pouvons répartir les différents auteurs en quatre groupes.

1. — Les uns considéraient encore récemment les îlots de Langerhans comme des amas de cellules lymphoïdes. Les derniers représentants de cette idée, assez générale autrefois, et soutenue notamment par **Kühne** et **Lea**, sont : **Mouret** (1895, *Journal de l'Anatomie*); **Pugnat** (1897, chez les Oiseaux, *Journal de l'Anatomie*); **Dieckhoff** (1894, follicules intertubulaires, Homme, *Thèse Rostock*); **Osawa Gakutaro** (24) (*Hatteria*, 1900); **Orru Efisio** (23) (*Gongylus*, 1900). Nous pensons qu'à l'heure actuelle ces auteurs doivent avoir abandonné leur opinion, telle est l'évidence avec laquelle la nature épithéliale des îlots ressort de la plupart des travaux, surtout chez les Vertébrés inférieurs. **Pugnat**, du reste, soutenait déjà une opinion mitigée; il admettait que ces *amas lymphoïdes* se forment chez l'embryon, et probablement aussi chez l'adulte, aux dépens des cellules épithéliales, et reliait cette question à celle, si controversée, de l'origine du tissu splénique. **Orru** admettait deux sortes d'îlots, les uns de nature lymphoïde

1. Nous traitons ailleurs certains de ces points dans un article de l'*Écho Médical du Nord*, novembre 1902.

et provenant de la rate, dans la région juxta-splénique, les autres de nature épithéliale et en continuité avec les acini, dans la région juxta-hépatique.

2. — D'autres auteurs soutiennent que les îlots font partie intégrante de la glande exocrine, et qu'il n'y a pas lieu de les en distinguer.

Mais pour les uns, ils prennent part à la sécrétion externe, dont ils forment probablement un des ferments. C'était l'opinion favorite de **Harris** et **Gow** (3). Ce fut l'opinion soutenue d'abord par **Giannelli** et **Giacomini** (14), abandonnée depuis par eux. **Jarotsky** (22) y revient dans une certaine mesure, puisque, tout en admettant que l'hypothèse de la sécrétion interne est très vraisemblable, il ajoute qu'ils doivent prendre part à la sécrétion externe, et aider à l'élaboration du ferment des graisses. Pour **Wildt** (1894), cité par **Oppel** (45), il s'agit d'une espèce particulière d'acini.

Pour les autres, ce sont simplement des acini plus ou moins modifiés, à un stade particulier de repos ou d'activité. Avec **Lewaschew**, **Pischinger** (1895, 4) (Vertébrés en général) croit que ce sont des cavités sécrétantes épuisées au repos, et qui, après une sorte de rajeunissement, pourront reprendre leur fonction. **Tschassownikow** (*Thèse Varsovie*, 1900) se rapproche de l'opinion de **Dogiel**, puisqu'il admet que ces acini épuisés ne peuvent revenir à leur forme première.

Pour **Statkewitch** (*Archiv. fur exp. Pathol.*, 33), ce sont des acini modifiés sous l'influence du jeûne. Pour **Orru** (23), l'élément des îlots épithéliaux de la portion proximale représente un stade fonctionnel de la cellule pancréatique, n'a pas de fonction spéciale. Enfin **Mankowski**, dans un long travail en russe (*Nouvelles de l'Université de Kiew*, XLI, 1901), dont malheureusement nous n'avons pu prendre connaissance que par deux résumés (*Arch. für mik. Anat.*, 59, 1902, et *XIII*[e] *Congrès int. de médecine*, 1900. Sect. Anat. pathol.), aborde la question avec beaucoup de réserves au point de vue de la fonction, sur laquelle il ne se prononce pas. Parvenant chez les Mammifères (Chien, Cobaye, Lapin) à faire varier expérimentalement par le jeûne ou des régimes divers le nombre et le volume des îlots, et

observant de nombreuses formes de transition, il conclut simplement qu'ils ne représentent point des organes spéciaux inclus dans le pancréas, comme l'ont soutenu beaucoup des défenseurs du rôle endocrine, mais des acini temporairement modifiés. Chaque cavité sécrétante, arrivée à la fin d'une période de sécrétion active, doit passer par le *Stade Ilot de Langerhans*, qui représente son plus haut degré d'épuisement ou bien sa plus énergique activité.

La sécrétion directe d'une portion du suc pancréatique par les îlots n'est donc plus guère défendue. **Giannelli** et **Giacomini** (14) avaient d'abord cru voir souvent dans les îlots des Reptiles une structure tubuleuse bien nette, et considéraient leurs cordons comme des tubes à lumière très étroite. Mais cette structure leur paraissait bien inconstante, même chez ces animaux, puisque, dans un travail récent, **Giannelli** (43), en expliquant pourquoi il a abandonné sa première hypothèse, peut s'exprimer ainsi : « Mais comme les cellules des îlots sont ordonnées en cordons pleins à l'intérieur desquels ne s'aperçoit aucune lumière [il parle ici, il est vrai, des Vertébrés en général], comme ces cordons sont en continuité directe avec les tubes sécréteurs ordinaires et avec les cellules des canaux excréteurs qui se retrouvent dans ces îlots (Reptiles), et que je pensais alors appartenir aux îlots mêmes, j'ai supposé que leur sécrétion gagnait la lumière des tubes sécréteurs ordinaires ou celle des canaux excréteurs, par le moyen de fissures intercellulaires très étroites difficilement démontrables ». C'est l'inconstance des lumières chez les Reptiles, leur absence ailleurs, et surtout, dit-il, l'inconstance du fin granulé dans les cellules d'îlot, qui lui ont fait abandonner sa première hypothèse.

Aujourd'hui que l'existence fréquente de lumières a été constatée par nous, puis par **Perdrigeat** et **Tribondeau** (37), chez la Vipère, et que la méthode de Golgi nous a démontré la continuité de ces lumières chez la Couleuvre, aujourd'hui, que certaines fixations nous montrent à peu près partout chez les Ophidiens les granules caractéristiques à divers stades, il aurait pu être tentant de reprendre l'idée d'une sécrétion externe. Mais, comme nous l'avons montré, les caractères mêmes de ces

lumières, leur étroitesse, leur rejet fréquent (chez le Naja surtout) à la périphérie des cordons, la présence d'un mur formé tout autour d'elles par les cellules centro-acineuses et que ne perfore aucun capillaire de sécrétion, sont des raisons suffisantes pour ne pas revenir à cette conception, surtout lorsque nous en avons d'autres qui s'adaptent mieux à la généralité des faits observés. L'étude des Vertébrés les plus inférieurs nous fournit d'ailleurs (comme nous le verrons en terminant) une explication suffisante de la persistance des lumières chez les Reptiles et en même temps de l'architecture de leurs îlots.

Nous avons dit plus haut pourquoi nous ne pouvions admettre l'hypothèse de **Jarotsky** (22), bien qu'elle se concilie avec celle de la sécrétion interne[1]. D'autre part l'existence des îlots dès les premiers stades du développement embryonnaire nous semble toujours en complet désaccord avec l'opinion des auteurs qui veulent y voir des amas d'acini épuisés (**Pischinger**, **Tschassownikow**). L'abondance des grains de sécrétion, si frappante che les Ophidiens, plaide dans le même sens. L'existence permanente d'énormes îlots pendant toute la vie dans leur région juxta-splénique est également contre la théorie de l'épuisement, ou contre celle d'un stade nécessaire à l'évolution de l'acinus.

Les îlots ne sont pas davantage des acini modifiés sous l'influence du jeûne (**Statkwitsch**), puisqu'on les retrouve à toutes les périodes de l'activité fonctionnelle du pancréas. Quant aux conclusions générales de **Mankowski**, elles ne nous paraissent aucunement s'inscrire contre la théorie de la sécrétion interne. (Nous y reviendrons plus loin.)

3. — Nous arrivons en effet maintenant à un troisième groupe d'auteurs, groupe qui augmente chaque jour. Ce sont ceux qui ont accepté cette *théorie de la sécrétion interne des îlots*, proposée par nous à titre d'hypothèse dès 1893 (*C. R. de la Société de Biologie*, puis 21). **Schäfer**, dès 1895 (Internal Secretions. *British. Medical Journal*), dans un discours sur les sécrétions internes en général, admettait comme extrêmement probable

1. A propos de l'interprétation des zones péri-insulaires.

que ces véritables petites glandes vasculaires sanguines fussent les élaboratrices de la substance versée dans le sang. **Massari** en 1898 (*Atti della R. Acc. dei Lincei*) chez l'Anguille, se basant surtout sur l'existence de cellules très chromatophiles le long des capillaires et sur la disposition de ceux-ci, conclut en faveur de la sécrétion interne. **Diamare** (qui, dans un travail antérieur (1895), réservait son opinion, penchant plutôt vers celle de **Dogiel** que vers la nôtre) fait paraître, en 1899, un assez volumineux mémoire (18), orné de belles planches, dans lequel il étudie les îlots dans les différentes classes de Vertébrés; il discute nos conclusions et accepte pleinement notre théorie, ainsi que le mot *endocrine*. Il apporte de nouveaux faits à l'appui par l'observation de nombreuses espèces, fait à la façon de **Massari** observer l'existence le long des vaisseaux d' « un produit granulaire tingible spécial ». Frappé surtout par la structure en cordons pleins, qu'il considère comme le fait essentiel, il rapproche les îlots des *Epithelkörper* des auteurs allemands (Kohn), et les appelle volontiers les *Corps épithéliaux du Pancréas*[1].

Renaut (1899), dans son *Traité d'histologie pratique*, admet l'hypothèse de la sécrétion interne, mais en ne la localisant pas aux seuls îlots.

Von Ebner (1899), dans la dernière édition du *Traité d'Histologie* de **Kölliker** (t. III, fasc. 1), rapproche également les îlots des glandes vasculaires sanguines, et accueille avec bienveillance, quoique avec quelques réserves, la même théorie. La même année nous l'exposions dans le *Traité d'Anatomie de* **Poirier** et **Charpy** (paru quelques mois plus tard).

Depuis cette époque les travaux et les adhésions se multiplient. C'est **Jarotsky** (1899, 22), dans ses recherches sur l'inanition chez la Souris; ce sont **Perdrigeat** et **Tribondeau** (1900, 34 à 37) qui confirment nos recherches sur la Vipère. C'est **Gentes** (1901, *Thèse*, Bordeaux), qui étudie divers Mammifères. C'est enfin **Opie** (1900, *John Hopkins Hospital Bulletin*,

1. Le *Corps épithélial* est pour eux toute glande à sécrétion interne exclusive essentiellement constituée de cordons épithéliaux pleins : type; la surrénale.

v. XI) qui insiste sur les relations avec les vaisseaux, la tendance des îlots à occuper le milieu des lobules.

Le premier aussi il montre chez le Chien, le Chat, l'Homme, que les îlots sont plus abondants dans la queue, à l'extrémité splénique de l'organe. Mais il ne cherche pas la raison de ce fait. Il faut évidemment le rapprocher de la richesse toute particulière en tissu endocrine de la région juxta-splénique chez les Reptiles en général, de celle du petit et moyen pancréas du Poulet signalée par **Renaut**, et y voir la même tendance du pancréas dorsal et surtout de son extrémité à évoluer de préférence en ce sens. Déjà chez l'embryon de Mouton (1896), nous avions montré et figuré la tendance des îlots primaires à s'accumuler dans l'axe de la glande presque tout le long du canal pancréatique dorsal, plutôt que dans le pancréas ventral où on les trouve de bonne heure, mais en plus petit nombre, et surtout de plus petit volume. Évidemment cette propriété que possède le canal de donner des bourgeons endocrines persiste plus longtemps vers l'extrémité, chez les Mammifères comme chez les Vertébrés plus inférieurs[1].

Mais des arguments d'ordre expérimental et pathologique venaient bientôt s'ajouter aux arguments anatomiques. Nous rappellerons seulement, outre le travail déjà cité de **Jarotsky** (22), prouvant la persistance des îlots dans l'inanition prolongée chez la Souris, les expériences de **W. Schulze** (1901, *Archiv für mik. Anat.* Bd 56) et celles de **Ssobolew** (1900, *Centralblatt für allg. Pathol.*, — 1902, *Virchow's Archiv*, Bd 168), sur les modifications du pancréas après ligature du canal excréteur, expériences que nous avons récemment reprises en collaboration avec notre élève **Gontier de la Roche** (41), en aboutissant à des résultats assez analogues. Elles montrent nettement, malgré quelques faits contradictoires de **Mankowski**, que, privé de ses

1. D'après **Opie** nous aurions suggéré que les îlots représentent un stade dans le développement des acini, puis abandonné ensuite cette vue que rien ne prouve. Dès notre 1re note (1893), plus clairement depuis, nous n'avons pas voulu dire autre chose que ceci : c'est qu'un îlot, dérivant d'un seul acinus, reproduit à un moment donné plusieurs acini. Le stade îlot (secondaire), que nous considérions dès le début comme endocrine, n'arrête donc pas le développement, l'extension du tissu, il y concourt au contraire dans une large mesure chez l'embryon.

voies de sécrétion externe, le pancréas se modifie, devient et reste longtemps un organe purement endocrine. L'expérimentateur opère une véritable dissociation fonctionnelle de la glande. La persistance, et surtout, comme nous l'avons montré, l'accroissement des îlots en ce cas, nous semblent un des meilleurs arguments en faveur de la thèse que nous soutenons, si on rapproche ces faits des expériences de **Mering** et **Minkowski** et de **Hédon**.

Enfin nous rappellerons seulement aussi que **Opie** notamment (1900-1901, *Journal of experimental Medecine*), **Herzog** (1902, *Virchow's Archiv*, Bd 168), **Ssobolew** (1902, même tome), **Weichselbaum** et **Stangl** (1901, *Wiener Klinische Wochenschrift*), **Gentes**, et d'autres auteurs en des travaux de moindre importance, ont montré de façon assez claire la persistance des îlots dans les cas de lésion pancréatique sans glycosurie, leur lésion ou leur destruction dans le diabète[1].

Il semble donc, qu'à l'heure actuelle, la sécrétion interne des îlots soit assez nettement établie. Mais, sur un point important, les partisans de cette théorie se divisent encore. Dès le début nous avons constaté, comme l'avait fait le premier **Levaschew**, que les cordons constituants des îlots dérivent d'acini, restent en continuité avec eux par places, et sont susceptibles d'en reformer. L'îlot représenterait donc (l'îlot primaire excepté), un groupe d'acini temporairement modifiés pour s'adapter à la fonction interne. Or il se trouve que parmi les auteurs qui n'admettent pas la sécrétion interne, ou gardent une réserve absolue sur la fonction, plusieurs, comme nous l'avons vu plus haut, voient dans les îlots des acini modifiés, et acceptent plus ou moins l'évolution soutenue par **Levaschew** et par nous; au contraire, parmi ceux qui admettent la sécrétion interne, aucun ne nous a suivi sur ce point, ou tout au moins suivi jusqu'au bout. **Perdrigeat** et **Tribondeau** vérifient bien que les cordons pleins dérivent d'acini et restent en continuité avec eux, mais ils ne croient pas au retour à l'état de cavités sécrétantes. Pour cela ils s'appuient sur l'existence des cordons ne possédant plus

1. Voir, pour plus de détails, notre article de *l'Écho médical du Nord*, 1902.

de cellules marginales que d'un seul côté. S'il y avait retour, d'après eux, les cellules privées de grains endocrines devraient présenter les caractères de cellules acineuses. Cette divergence vient simplement de ce que ces auteurs ont méconnu, croyons-nous, le véritable caractère de ces cordons spéciaux : ils ne reviennent pas tous à l'état d'acinus, ils n'y reviennent pas directement, mais par l'intermédiaire du tube pancréatique primitif embryonnaire; enfin ils ne représentent pas le seul moyen que possède l'îlot pour repasser à l'état exocrine. **Gentes**, **Orru** admettent seulement la continuité, en certains points, des cordons avec les acini. **Renaut** dit que les rapports avec le parenchyme tubulé sont « difficiles à saisir, incertains »; ses *points folliculaires* représentent des portions restées fœtales, et où la sécrétion interne n'a pas acquis « son type définitif ».

Les autres auteurs nient en général toute continuité ou forme de transition entre les tissus exocrine et endocrine, et tendent, à la suite de **Massari** et de **Diamare**, à faire des îlots des organes inclus dans le parenchyme pancréatique, n'ayant au point de vue morphologique rien de commun avec lui, sauf leur origine embryonnaire. **Massari** a abondé le premier dans ce sens en décrivant autour de beaucoup une capsule, et en rejetant toute forme de passage, et tout lien avec les acini. « Ils forment dans leur ensemble une glande typique à sécrétion interne (îlots endocrines), intimement mêlée aux acini pancréatiques. »

Mais c'est surtout **Diamare** qui a travaillé à développer et à accréditer cette manière de voir, grâce à ses nombreuses observations. Comme nous l'avons vu, les îlots sont surtout pour lui des *corps épithéliaux* (*Epithelkörper*, *corpi epiteliali*) semblables à ceux des surrénales, et surtout à ceux de la pituitaire, des parathyroïdes, décrits par **Sandström**, **Kohn**, **Schreiber**, etc. Développant cette idée, il convient qu'ils ne sont pas « quelque chose d'absolument étranger au pancréas », puisqu'ils ont la même origine embryonnaire, et voici comment il les y rattache. Pour bien le comprendre, il faut remonter à son point de départ. **Stannius** avait décrit chez les Téléostéens des corpuscules surrénaux disséminés dans le rein, et signalé dans le même travail des corpuscules analogues mais spéciaux,

répandus dans toute la cavité abdominale. Dans un premier travail (1895, 7), Diamare a montré que ces *Corpi del cavo addominale* ne sont autre chose que les îlots de Langerhans du pancréas diffus de ces animaux. Les petites surrénales multiples des Téléostéens, dit-il en substance, sont des portions détachées des glandes urogénitales, modifiant leur fonction pour former des *corps épithéliaux* qui peuvent contracter des rapports secondaires avec le sympathique. De même « les îlots endocrines, constants et invariables, sont des *corps épithéliaux* dérivés du pancréas », — « des bourgeons de l'arbre pancréatique dont l'évolution a suivi une voie différente » et qui restent inclus dans l'organe d'où ils sont issus, comme les corpuscules de Stannius des Téléostéens (ou capsules surrénales) sont restés inclus dans le rein (mésonéphros). Les îlots adultes n'ont avec le tissu voisin que des rapports de contiguïté, les lumières, les canaux n'y pénètrent point, pas même chez les Reptiles.

Jarotsky (22) nie tout aussi vivement des rapports plus intimes: les îlots sont toujours entourés d'une capsule marquée (Souris); les cellules respectives des parenchymes exocrine et endocrine sont aussi différentes que celle du foie et du pancréas; les îlots sont des organes propres (selbständig) inclus dans la glande, mais pouvant pourtant prendre part par diffusion à son activité sécrétoire.

W. Schulze ne voit pas d'images de transition nettes et les considère, avec Diamare, comme des formations indépendantes. Ssobolew [1], Opie, sont dans les mêmes dispositions.

Toutes nos recherches pourtant, depuis l'origine jusqu'à ce dernier mémoire, nous interdisent de suivre le courant créé par Massari, et auquel Diamare a donné tant de force. C'est donc à ce dernier auteur que nous devons surtout répondre, et en nous appuyant ici sur les Ophidiens que nous avons tous deux étudiés [2].

Mais notre réponse sera courte, car on l'a déjà suffisamment lue, presque à toutes les pages, presque à toutes les figures de ce double mémoire.

1. C'est bien à tort que Ssobolew nous range parmi ceux qui considèrent les îlots comme formés d'éléments glandulaires surmenés, épuisés.
2. Nous avons déjà fait une courte note à ce sujet (11 et 12).

Les îlots ne sont pas des formations permanentes, invariables, constituées chez l'embryon et persistant toute la vie. Mais d'autre part, suivis aux différentes périodes de l'activité fonctionnelle, ils montrent en somme dans leur ensemble peu de changements; au milieu du tissu exocrine, si sensible et modifiable, ils frappent par leur invariabilité relative. Il importe donc de bien poser la question, d'examiner successivement s'il y a *continuité* des deux tissus, s'il y a *transformation* de l'un dans l'autre, s'il y a *évolution de l'îlot* en un cycle assez restreint, enfin quelle est l'influence du jeûne sur cette évolution et sur le tissu endocrine en général.

Parlons d'abord de la *continuité* des îlots avec la glande exocrine. Diamare ne décrit point de capsule, il admet même des rapports très étroits (strettissimi) entre les deux tissus, qui par places s'engrènent, se pénètrent réciproquement, ont des connexions telles qu'elles peuvent tromper même un observateur prévenu. Nos tubes en voie de transformation d'un côté sont des tubes immédiatement contigus à des cordons comprimés de différentes manières par le rasoir, ou mal fixés. Il n'y a ni lumière dans les cordons, ni canaux excréteurs pénétrants. — A cela nous avons répondu maintes fois déjà; d'abord en montrant à chaque instant par des dessins que la pénétration va jusqu'à la continuité. Nous n'en voulons pour preuve ici que les lunules acineuses coiffant souvent l'extrémité des cordons, avec membrane propre se continuant des unes sur les autres jusqu'à une certaine distance au moins, que les groupes de cellules endocrines ou exocrines inclus par places dans l'autre tissu, avec alternance des deux sortes d'éléments. Puis, nous rappellerons que les cordons, très souvent au moins, ne sont pas pleins, que la méthode de Golgi, chez la Couleuvre notamment, y montre un admirable réseau de lumières en parfaite continuité avec celles des acini. Enfin nous renverrons à la figure 4 du texte, où l'on voit un large canal pénétrer dans un îlot. L'unité de circulation est encore un argument contre le dualisme. (Rappelons d'ailleurs que Giannelli et Giacomini, Perdrigeat et Tribondeau ont décrit aussi chez les Ophidiens la continuité des cordons et des acini, l'existence de lumiè-

res en certains points au moins, la pénétration des canaux.)

Tout cela montre la parfaite continuité des deux tissus, et rend déjà infiniment probable la *transformation* fréquente de l'un dans l'autre. On pourrait objecter que chez des animaux où l'on trouve une telle confusion des acini et des canaux excréteurs, où ceux-ci sont parfois en partie tapissés d'éléments à zymogène mêlés à leurs cellules propres, et peuvent même contenir plus rarement quelques cellules endocrines, la juxtaposition, le mélange même des deux sortes de cellules exocrine et endocrine en un point, n'indique pas fatalement que ce point était au moment de la fixation le siège d'une transformation. Nous sommes absolument de cet avis, et pensons que les deux éléments peuvent coexister côte à côte pendant un certain temps. Mais est-il vraisemblable, là surtout où il y a non seulement continuité mais mélange (fig. 12 et 13, Naja), que les choses puissent rester en cet état depuis la vie embryonnaire jusqu'à la vieillesse? Cela s'accorde bien peu avec tout ce que nous savons des remaniements lents mais continuels qui s'accomplissent dans les glandes. Le mélange de différentes variétés d'éléments dans les canaux, sur lequel on s'appuierait pour faire ce raisonnement, n'a-t-il pas lui-même, en certains points au moins (là où nous avons vu se faire un véritable bourgeonnement d'acini nouveaux) des caractères transitoires, et ne nous montre-t-il pas l'importance de ces remaniements chez les Ophidiens? Mais il y a mieux; car l'existence de cellules mixtes aux points de continuité des cordons et des acini, de formes de transition où noyau et protoplasme offrent des caractères intermédiaires, où les deux sortes de grains se mélangent, nous permet de surprendre la transformation en train de s'accomplir.

Les îlots parcourent, chez l'adulte même, un *cycle évolutif* relativement rapide pour les petits, d'une durée très notable, mais ne dépassant pourtant pas certaines limites pour les gros de la région juxta-splénique, puisque chez presque tous les sujets on en trouve à différents stades de cette évolution. Le début est marqué par les très petits îlots qu'on rencontre nombreux chez le Vipéreau nouveau-né, mais qu'on retrouve chez l'adulte (Naja surtout, et Couleuvre E), par des modifications très

limitées autour d'un vaisseau, comme le montrent quelques-unes de nos figures du premier mémoire. Au delà, les îlots peuvent s'étendre par toute la périphérie, et nous avons cité de fréquents exemples où l'on voit, presque tout autour de certains îlots, les acini voisins envahis par de petits groupes d'éléments endocrines, quelquefois distribués en traînées rayonnantes autour de l'îlot le long des vaisseaux (Couleuvre X, par exemple). La présence de cellules mixtes en ces points, ou plutôt de cellules à zymogène qui n'ont encore perdu que quelques-uns de leurs caractères, témoigne de cet accroissement. La disposition en échelons paraît être au contraire une preuve de régression, tout au moins en ce sens qu'il y a morcellement et remaniement de l'îlot. La fréquence de cordons épuisés passant au tube pancréatique primitif[1] souvent complètement dépourvus d'éléments endocrines, et le voisinage, la ressemblance de ceux-ci avec les canaux excréteurs d'aspect embryonnaire riches en cellules à zymogène et bourgeonnants, est une autre preuve de régression et de reconstitution d'acini. Enfin ce passage peut se faire directement aussi, comme semblent le montrer certains points des îlots scalariformes, comme le montre surtout la présence en certains cas de larges zones comme celles que nous avons signalées chez la Vipère, et où l'on trouve des restes de cellules endocrines comprimées, refoulées, au milieu d'acini en voie de reconstitution évidente.

A la fin de notre premier mémoire, nous avons accepté, en l'entourant de quelques réserves, l'existence de gros *îlots primaires permanents* ou de très longue durée, dans certaines régions tout au moins, vers l'extrémité de l'axe de végétation du canal pancréatique dorsal. La présence constante de très gros îlots au bord juxta-splénique même, — la présence inconstante mais très fréquente de pancréas accessoires en grande partie endocrines, accolés à la rate, chez les nombreuses Couleuvres observées, — le développement, nous permettent d'affirmer plus fortement la tendance de l'extrémité du canal dorsal à fournir du tissu endocrine, et de chacune des masses de ce tissu à per-

1. Elle coïncide souvent avec la disposition en échelons.

sister longtemps. Mais les gros îlots endocrines du bord juxta-splénique nous ayant montré assez souvent la disposition en échelons, ou une grande abondance de tubes pancréatiques primitifs quelquefois privés de tout élément endocrine; nous devons admettre que beaucoup d'entre eux sont susceptibles aussi à la longue, de disparaître complètement ou de se morceler. S'il en est qui durent toute la vie, il faut les chercher surtout dans les pancréas accessoires, et dans quelques énormes masses endocrines, constituant parfois une des cornes saillantes du bord juxta-splénique, et représentant par conséquent une sorte de pancréas endocrine accessoire, terminal aussi, mais resté largement soudé à l'organe principal. Il semble bien qu'il y ait permanence d'un îlot au niveau de chaque pancréas accessoire depuis la vie embryonnaire, puisque jamais encore nous n'en avons trouvé un qui fût exclusivement exocrine, puisque le plus souvent le tissu endocrine prédomine largement dans ce petit organe, séparé au cours du développement.

Mais en appelant ces îlots *permanents*, nous entendons seulement par là la persistance à ce niveau d'un amas endocrine. Quant à la substance même de cet amas, il est infiniment probable qu'elle se renouvelle, partiellement au moins, aux dépens du tissu exocrine voisin, que des portions de l'îlot peuvent disparaître ou se transformer, tandis que sur d'autres points les cordons s'accroissent aux dépens des acini, ou de tubes pancréatiques primitifs riches en éléments acineux. L'existence parfois de cellules mixtes en ces points le prouve, comme, au contraire, l'existence de quelques tubes pancréatiques primitifs formés d'éléments petits, peu colorables, sur plusieurs couches, et privés de toute espèce de grains, montre un stade de régression. Enfin notons que, chez l'embryon, l'amas endocrine primaire tout à fait terminal du canal pancréatique dorsal est pur de tout élément acineux. Il est donc probable que c'est à ses dépens (en partie au moins) que se forment les acini ou portions d'acini qui l'entourent plus tard, quand il est isolé sous forme d'organe accessoire, autre preuve de variabilité partielle. La description de Giannelli (*Seps chalcides*) est toute en faveur de ceci.

Certains îlots juxta-spléniques peuvent donc, croyons-nous,

persister toute la vie, mais c'est la forme de l'îlot qui est permanente, plutôt que sa substance. Celle-ci passe, en partie au moins, par le même cycle évolutif qu'ailleurs, mais de plus longue durée probablement. La permanence relative de quelques-unes des plus grosses masses arrondies semble assurée par leur taille même : tandis qu'elles sont en régression par un de leurs points, il est bien difficile qu'elles ne s'accroissent pas par quelque autre. Qu'au centre de ces masses certains cordons puissent persister depuis l'époque embryonnaire, nous l'admettons volontiers.

Enfin, si nous abordons la question de l'*influence des stades fonctionnels de la glande sur l'évolution des îlots et sur le tissu endocrine en général*, nous constatons que cette influence est bien réelle, comme l'ont admis **Lewaschew**, **Mankowski**, etc., mais qu'elle est relativement faible, et que la quantité de tissu endocrine et de matériel de sécrétion contenus dans l'organe; ne semblent soumis qu'à de faibles fluctuations ; et cela se comprend, puisqu'il s'agit de formations dont la sécrétion a son rôle dans la nutrition générale, et non dans l'acte digestif. Sur ce point par conséquent, nos observations seraient d'accord avec celles de **Giannelli** et **Giacomini** (Varans à jeun), de **Massari**, de **Diamare**, de **Jarotsky**, de **Ssobolew**, de **Stschatsny**, etc., d'accord avec les données anatomo-pathologiques de **Kasahara**, **Schlesinger**, **Ssobolew**, **Opie**[1], etc..., si la plupart de ces auteurs n'admettaient ou ne semblaient admettre une invariabilité absolue. De cela, nous croyons qu'il ne saurait être question. Il y a des fluctuations, que nous avons essayé de suivre plus haut, mais dont nous ne prétendons pas encore déterminer exactement les lois. Ce que nous pouvons répéter, c'est que le jeûne très longtemps prolongé (3 mois), appauvrit les îlots et hâte leur évolution régressive, conduisant tout au moins au morcellement. C'est qu'un jeûne d'un mois environ favorise au contraire leur extension, et surtout à un moment donné l'extension des zones péri-insulaires; c'est que la digestion semble augmenter en

1. Au cours des maladies les plus diverses (diabète excepté), les îlots de Langerhans représentent la portion la plus invariable, la moins affectée de la glande

tous sens leur activité, et pousser à la formation de petits îlots nouveaux.

Nous devons donc arriver à la conclusion suivante. Non seulement les îlots sont bien des portions de la glande destinées à la sécrétion interne, comme l'admettent aujourd'hui la plupart des auteurs ayant étudié la question, mais ils restent, chez l'adulte comme chez l'embryon, partie intégrante de cette glande, intimement liés à son tissu exocrine, se reformant, s'accroissant, se nourrissant même en partie à ses dépens. A cet égard, ils représentent bien, comme le veulent quelques auteurs, **Lewaschew** et **Mankowski** notamment, et comme nous l'avons toujours soutenu, un stade fonctionnel spécial de la vie des acini (îlots primaires exceptés). Mais chaque acinus ne passe pas fatalement par ce stade, puisque, comme nous l'avons depuis longtemps noté chez le Crénilabre, il y a des points dépourvus d'îlots (coulées intrahépatiques), puisque dès l'origine, **Saviotti**, **Renaut**, ont montré qu'ils étaient le plus souvent relégués vers le centre des lobules, point sur lequel a surtout insisté **Opie**. Il semble donc bien que certains points, que la périphérie des lobules notamment (Mammifères), doivent, souvent au moins, échapper à la nécessité de passer par le stade endocrine. L'existence des îlots permanents ou de très longue durée des Ophidiens souligne mieux encore l'inégale tendance qu'ont les différents points de la glande à passer par l'état endocrine ou à y demeurer.

Massari, **Diamare** ont rendu un véritable service en étudiant, et en obligeant d'étudier plus à fond, cette face de la question. Mais, selon nous, **Diamare** a trop voulu insister sur le rapprochement avec les surrénales et les autres glandes endocrines pures (rapprochement que nous avions peut-être suffisamment fait, que **Schäfer** avait fait aussi) et donner le cordon plein, différencié dès les stades embryonnaires, comme la base structurale nécessaire de véritables *Epithelkörper* pancréatiques. Il a été amené ainsi presque fatalement à ne pas tirer de son excellente observation des Sélaciens tout le parti qu'il en pouvait tirer, à ne pas attribuer chez les Ophidiens assez d'importance à la recherche des lumières, à côté desquelles il est passé sans les voir, enfin à nier la continuité des deux variétés du tissu. Ici,

comme ailleurs du reste, la forme est secondaire, c'est la fonction qui prime tout, la fonction qui reste constante, et modèle peu à peu l'organe au cours de la phylogénèse.

4. — Nous avons laissé de côté jusqu'ici un groupe d'auteurs qui, n'admettant pas en général la sécrétion interne, voient dans les îlots des formations embryonnaires persistantes. C'est **Heneage Gibbes** [1] (1884) qui a émis cette idée sous sa première forme. Il dit seulement en quelques mots qu'on peut les regarder comme « un reste de tissu embryonnaire ».

Renaut se rapproche de cette opinion par un point, puisqu'il ne localise pas exclusivement dans les îlots la fonction interne, et puisqu'il les considère comme des formations qui ont eu un rôle physiologique plus actif dans la période fœtale, et « restées fœtales ».

Piersol (cité par **Oppel**, **45**), voit dans les îlots des acini incomplètement développés.

Mais c'est surtout **Giannelli**, qui, après avoir abandonné sa première opinion (sécrétion externe), a insisté sur ce caractère fœtal. Dans son dernier mémoire notamment (**43**), il considère les îlots « comme des portions de glande rudimentaire, non différenciée en substance sécrétante ». Nous ne redirons pas ici toutes les raisons en faveur de la sécrétion interne. Rappelons seulement que la principale raison donnée par **Giannelli** pour abandonner l'idée d'un rôle sécréteur actif de ces éléments, était l'inconstance des grains. Or chez les Ophidiens, nous avons vu que ces grains sont au contraire excessivement abondants, mais que certains réactifs ne fixent pas les grains mûrs, que d'autres au contraire laissent aux grains les plus fins, déjà difficiles à voir à cause de leur faible taille, très peu d'élection pour les colorants; cela suffit à rendre compte de l'inconstance qu'on peut observer par certains modes de préparation.

Mais la question s'est élargie. Dans son dernier mémoire, **Giannelli** s'appuie sur des faits nouveaux et très intéressants,

1. Pour l'indication exacte de tous les mémoires antérieurs à 1894, voir notre Revue générale du *Journal de l'Anatomie*.

décrits par Giacomini, et par Diamare lui-même, contre lequel il dirige son argumentation. Giacomini (32) a vu dans le pancréas de la Lamproie, outre les tubes sécréteurs ordinaires, des vésicules revêtues de cellules sécrétantes différentes, qui, pour lui, doivent être les analogues des îlots de Langerhans, et auxquelles il penche à attribuer la sécrétion interne.

Diamare d'autre part (18), a décrit dans le pancréas des Sélaciens certains canaux excréteurs revêtus extérieurement de cellules à petits grains tout à fait analogues à celles des îlots de Langerhans, et nous avons pu récemment nous-même vérifier l'existence de cette disposition (42 et 44). Diamare avait émis, avec beaucoup de réserve, l'hypothèse[1] que ces formations représenteraient une forme primitive des îlots de Langerhans. Giannelli s'empare de cette hypothèse. Chez tous les Vertébrés, dit-il, le pancréas est ainsi constitué de deux substances bien différentes. L'une est destinée à la fonction externe et à peu près identique dans toute la série des Vertébrés. L'autre se présente sous forme de tubes ou de vésicules sécrétrices chez les Elasmobranches et les Cyclostomes, sous forme de cordons pleins chez les autres Vertébrés. On peut donc admettre que ces tubes et vésicules puissent être sécrétants au bas de l'échelle, et dévolus à une certaine fonction; que cette fonction disparaissant chez les Vertébrés supérieurs ils perdent leur forme tubuleuse, se présentent sous forme de cordons pleins, ne soient plus que les vestiges de formations utiles autrefois à l'organisme au cours de la phylogénèse. Ce sont des organes rudimentaires.

Depuis l'apparition de notre premier mémoire, Giannelli semble admettre volontiers que, chez les Reptiles aussi, beau-

1. Il semble l'avoir abandonnée depuis, puisque dans son troisième travail (19) il écrit. précisément à l'adresse de Giannelli, que si son opinion était vraie on devrait trouver les îlots plus développés chez les Sélaciens, forme primitive par excellence. tandis que, chez ces animaux, l'existence des îlots n'a pu être même indiquée (*non puo essere indicata neppure*).

Oppel (45), après avoir vérifié chez la Raie l'existence des canaux spéciaux décrits par Diamare, admet deux interprétations entre lesquelles il hésite : ou bien ce sont des sortes de glandules incomplètement développées, ou bien ils représentent les îlots de Langerhans absents et méritent le nom d'amas pseudo-intertubulaires. Nous regrettons d'avoir complètement oublié de le citer dans notre travail récent sur les Sélaciens.

coup des cellules des îlots seraient vouées à une sécrétion particulière. Nous n'en demanderons pas davantage pour l'instant, ne nous occupant ici que des Ophidiens, et nous croyons qu'il s'en faut de bien peu que nous ne soyons complètement d'accord avec l'auteur italien. En effet, nous avons pu vérifier, autant qu'on peut le faire avec une seule coupe (aimablement envoyée par l'auteur), l'existence des formations décrites par **Giacomini** chez la Lamproie. Quant aux Sélaciens, nous avons pu récemment les étudier (42 et 44), confirmer une grande partie des résultats obtenus par **Diamare**, et reprendre son hypothèse en l'appuyant sur de nouveaux arguments.

Et dès maintenant les formations connues chez les Sélaciens, les Ophidiens, et les Mammifères, nous semblent représenter trois formes de plus en plus différenciées revêtues par le tissu endocrine dans le pancréas au cours du développement phylogénétique. Chez les Cyclostomes, forme plus rudimentaire encore et que nous ne connaîtrons bien qu'après la publication du mémoire complet de **Giacomini**, il semble que la sécrétion interne est dévolue à des tubes spéciaux. Chez les Sélaciens, elle se réfugie dans la portion de l'arbre excréteur au voisinage des acini et se généralise à tous les canaux de cet ordre. L'épithélium s'y divise en deux couches, dont l'externe se charge de grains endocrines, dont l'interne sépare la première de la lumière, avec laquelle elle n'a rien à faire. Chez les Ophidiens la fonction interne tend à se localiser en certains points, mais en suivant encore le même plan, puisque, dans l'architecture d'un îlot, nous trouvons, souvent au moins, les cordons intermédiaires aux canaux collecteurs et à de petits acini terminaux en forme de véritables culs-de-sac, ou d'épais croissants de Gianuzzi. Comme chez les Sélaciens, ils leur servent de canaux excréteurs, et, très souvent au moins conservent leur lumière, mais une lumière rudimentaire, rétrécie, une lumière qui tend à disparaître, n'étant plus guère nécessaire, vu le peu d'importance des parties acineuses desservies et leur inconstance. Tout à l'heure c'étaient d'épais cordons creux, maintenant ce sont des cordons à lumière effacée. Enfin chez les Mammifères, où l'arbre excréteur est plus développé, où les acini, petits, trouvent facilement une voie

d'excrétion, la lumière, devenue inutile, disparaît complètement; au cordon à lumière effacée succède le cordon plein; mais tout nous porte à croire que l'élément endocrine ne perd pas sa fonction primitive.

Comme nous le disions un peu plus haut, la fonction s'installe ou se localise, chez les Vertébrés inférieurs, sur une portion d'organe qui avait d'abord une tout autre destination (canal excréteur), et peu à peu, au cours de la phylogénèse, modèle différemment, chez chaque espèce, la matière première qui lui est fournie par l'ébauche embryonnaire.

Oppel (45) (dans une Revue générale à laquelle nous renvoyons pour maints détails que nous n'avons pu aborder ici, ou ne voulons pas aborder encore), soutient une opinion qui se rapproche de celle de Giannelli, sans aller contre celle de Diamare, ni contre la nôtre. Le tissu endocrine représente, dit-il, une sorte de glande ancestrale, jusqu'à un certain point rudimentaire, reste probablement du pancréas primitif (*Urpankreas*) des Vertébrés, qui fonctionne encore comme à l'origine, ou qui a, peu à peu, perdu ou modifié sa fonction première.

Nous ne pouvons ici, à la suite d'Oppel, nous engager dans la phylogénèse plus loin que nous ne l'avons fait, sans entrer dans le domaine de l'hypothèse plus qu'à notre habitude. Nous le ferons d'autant moins qu'Oppel accepte en somme nos principales conclusions, et qu'il n'y a également entre nous que des divergences de détail, avec plus d'éclectisme de son côté.

S'il fallait nous résumer en quelques mots, nous finirions par les conclusions suivantes :

1° Dans le pancréas des Ophidiens, les limites sont très peu tranchées entre l'arbre excréteur, peu ramifié, et les longues cavités sécrétantes tubuleuses, surtout au niveau du bord antérieur. Les cellules à zymogène peuvent y abonder dans les canaux, surtout en certains points limités, sièges de remaniements.

2° Les cellules centro-acineuses, généralement assez abondantes (chez la Couleuvre surtout), sauf tout à l'extrémité des culs-de-sac, se confondent d'autant plus nettement avec les cellules épithéliales prismatiques de revêtement des canaux, dont elles

ne constituent qu'une variété. On peut réunir ces deux variétés sous le nom commun de *cellules canalisantes*.

3° Les îlots de Langerhans, présents dans tout l'organe, s'accumulent surtout en masses considérables au bord antérieur, dans la région juxta-splénique, fréquemment dans de petits pancréas accessoires qui se sont détachés de l'organe principal au cours du développement.

Cette région, en rapport intime avec la rate, correspond à la queue du pancréas des Mammifères; elle émane de l'extrémité du bourgeon pancréatique dorsal, qui dès les premiers stades du développement montre une prédisposition toute spéciale à fournir du tissu d'îlot.

4° Les îlots sont constitués par un lacis de larges cordons, étroitement anastomosés, séparés par des capillaires sanguins élargis. A la manière des acini tubuleux, ils possèdent une tige centro-acineuse, et, le plus souvent, une lumière filiforme, en voie d'effacement (*cordons à lumière effacée*).

5° Les cordons, tige centro-acineuse à part, sont essentiellement constitués d'éléments épithéliaux spéciaux, bourrés de grains assez analogues aux grains de zymogène, mais bien plus petits, et de réactions un peu différentes.

La présence de ces grains de sécrétion, accumulés surtout au voisinage des vaisseaux, l'abondance et la distribution de ceux-ci, la structure et la disposition des cordons, rapprochent les îlots des glandes vasculaires sanguines et engagent, ici comme ailleurs, à les considérer comme chargés de la sécrétion interne, comme des organites *endocrines*. Leurs éléments se groupent souvent plus nettement autour des capillaires, leur véritable voie d'excrétion, qu'autour de la lumière effacée, souvent rejetée à la périphérie; les limites des cordons courts et étroitement anastomosés tendant à disparaître, il en résulte une figure nouvelle, celle de l'*acinus interverti*.

6° Il existe une continuité parfaite, en certains points, entre les canaux excréteurs, qui peuvent pénétrer dans les îlots, et leurs cordons, entre ceux-ci et les acini, cellules sécrétantes à cellules sécrétantes, centro-acineuses à centro-acineuses, lumière à lumière; celle-ci sert souvent de voie d'excrétion à de petits

culs-de-sac acineux, parfois réduits à de simples lunules, analogues aux croissants de Giannuzzi, qui peuvent en coiffer l'extrémité à la périphérie de l'îlot.

7° Il existe non seulement des transitions entre acinus et cordon, mais vers ces points souvent un mélange intime des deux sortes d'éléments, avec des formes cellulaires intermédiaires, qui témoignent le plus souvent de la transformation d'acini en cordons.

La transformation inverse se trouve aussi.

8° Certains îlots ou portions d'îlots de la région juxta-splénique, dérivés directs des îlots primaires de cette région, persistent de façon permanente, pendant une très longue durée ou même pendant toute la vie, mais en renouvelant peu à peu tout ou partie de leur substance aux dépens du tissu exocrine environnant.

9° Mais la plupart des îlots sont des îlots secondaires, nés chez l'adulte même, s'accroissant, parcourant un cycle évolutif de plus ou moins longue durée. Arrivés à leur période de régression, ils peuvent, ou se morceler en îlots plus petits, et qui seront dans de meilleures conditions de nutrition, ou se transformer de nouveau en tissu exocrine, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un passage à l'état de tubes d'aspect embryonnaire, ressemblant aux tubes pancréatiques primitifs. Les diverses portions de la glande, peu différenciées d'ailleurs, reviennent avec la plus grande facilité vers ce type, et les différentes sortes d'éléments épithéliaux constituants du tissu pancréatique se changent avec la plus grande facilité l'un en l'autre; la transformation étant plus facile des éléments moins différenciés ou possédant un produit de sécrétion moins différencié, à ceux qui le sont le plus.

10° La quantité totale de tissu endocrine du pancréas, la quantité de matériel de sécrétion endocrine, varient peu aux différents stades fonctionnels de la glande et pendant le jeûne longtemps prolongé, alors que le tissu exocrine peut subir des variations considérables. Si certains îlots disparaissent ou diminuent, d'autres se développent ou s'accroissent.

11° Les zones de tissu exocrine entourant les îlots (*zones péri-*

insulaires) subissent des variations plus considérables encore, en relation évidente avec le fonctionnement des îlots auxquels elles fournissent des matériaux. Elles sont exceptionnellement riches en zymogène après un jeûne de plus d'un mois.

Index bibliographique.

(Nous ne donnons guère ici que les indications relatives aux auteurs qui se sont occupés du pancréas des Reptiles. Les quelques autres mémoires cités sont précédés d'un astérisque.)

1. G. Platner. — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. IV. Die Entstehung und Bedeutung der Nebenkerne im Pankreas. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 1889, Bd XXXIII, p. 180.
2. — Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. *Archiv für mik. Anat.*, Bd XXVI, 1886.
3. Harris and Gow. — Note upon one or two points in the comparative Histology of the pancreas. *The Journal of Physiology*, vol. XV, 1893, p. 349.
4. Pischinger. — Beiträge zur Kenntniss des Pankreas. *Inaugural Dissertation*. München, 1895.
*5. Von Ebner. — Ueber die Anfänge der Speichelgänge in den Alveolen der Speicheldrüsen. *Archiv für mik. Anat.*, Bd VIII, 1872, p. 481.
*6. Lewaschew. — Ueber eine eigenthümliche Veränderung der Pankreaszellen warmblütiger Thiere bei starker Absonderungsthätigkeit der Drüse. *Archiv für mik. Anat.* Bd XXVI, 1886.
*7. Diamare. — I corpuscoli surrenali di Stannius, ed i corpi del cavo addominale dei Teleostei. *Bolletino della Società di Naturalisti in Napoli*, 1895.
*8. Laguesse. — Sur le Pancréas du Crénilabre, et particulièrement sur le Pancréas intra-hépatique. *Revue Biologiqu du Nord de la France*, t. VII, 1894-1895.
9. — Les organites de la sécrétion interne dans le pancréas. *Echo médical du Nord*, 21 août 1898.
10. — Les ilots endocrines dans le Pancréas de la Vipère. *Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*, 1re Session, Paris, janvier 1899, p. 129.
11. — Sur la variabilité du tissu endocrine dans le Pancréas. *C. R. de la Société de Biologie*, 18 novembre 1899.
12. — Même note, augmentée d'un appendice et de figures. *Bibliographie anatomique*, fasc. 5, 1899.
13. — Le grain de sécrétion interne dans le Pancréas. *Bibliographie anatomique*, fasc. 5, 1899.
14. Giannelli e Giacomini. — Ricerche istologiche sul tubo digerente dei Rettili; 3a Nota; Intestino medio e terminale, fegato, pancreas. *Communicazioni scientifiche della R. Accademia dei fisiocritici di Siena*, 1896.
15. Giannelli. — Ricerche macroscopiche e microscopiche sul Pancreas. Estratto dagli *Atti della R. Accademia dei Fisiocritici*, série IV, vol. X, Siena, 1898.
16. — Sullo sviluppo del pancreas nella *Seps chalcides*, Communicazione fatta alla *R. Accademia dei Fisiocritici nell Adunanza del* 14 novembre 1898.
17. — Sullo sviluppo del pancreas nella *Seps chalcides*, con qualche accenno allo sviluppo del fegato e della milza. *Ricerche fatte nel laboratorio di Anatomia umana normale della R. Università di Roma*, vol. VII, fasc. 1, 1899.
18. Diamare. — Studii comparativi sulle isole di Langerhans del pancreas. *Journal international d'Anatomie*, 1899, t. XVI, p. 1.

19. Diamarre. — Sul valore anatomico e morfologico delle isole di Langerhans. *Anatomischer Anzeiger*, 1899, Bd XVI, 481.
20. Boulart. — Note sur les canaux biliaire des Reptiles. *C. R. de la Société de Biologie*, 1888, p. 224.
*21. Laguesse. — Recherches sur l'histogénie du pancréas chez le Mouton. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1895 et 1896.
*22. Jarotsky. — Ueber die Veränderungen in der Grösse und im Bau der Pankreaszellen bei einigen Arten der Inanition. *Virchow's Archiv*, Bd CLVI, p. 409, 1899.
23. Orru, Efisio. — Sullo sviluppo degli isolotti del Langerhans nel *Gongylus occellatus. Monitore zoologico italiano.* Anno XI, 1900, n° 4.
24. Osawa Gakutaro. — Beiträge zur Lehre von der Eingeweiden der *Hatteria punctata. Archiv für mik. Anat.*, Bd. XLIX, 1897, p. 113.
25. Brachet. — Die Entwickelung und Histogenese der Leber und des Pancreas. *Ergebnisse der Anatomie und Entw-Gesch.*, Bd VI, 1897.
26. Massari. — Sul pancreas dei Pesci. *Atti della R. Accademia dei Lincei*, 1898, vol. VII, fasc. 5, p. 134.
*27. Laguesse. — Sur quelques détails de structure du pancréas humain. *C. R. de la Société de Biologie*, 1894, p. 667.
28. Saint-Remy. — Recherches sur le développement du pancréas chez les Reptiles. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, t. XXIX, 1893, p. 730.
29. Janosik. — Le pancréas et la rate. *Bibliographie anatomique*, 1895, fasc. 2.
30. Brachet. — Recherches sur le développement du pancréas et du foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères). *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1896, p. 620.
31. — Discussion à la suite de la communication de Laguesse. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*, 1897.
*32. Giacomini. — Sul pancreas dei Petromyzonti con particolare riguardo al pancreas di *Petromyzon marinus. Verhandlungen der anatomichen Gesellschaft*, Pavia, 1900, p. 44.
33. Laguesse. — Sur la répartition du tissu endocrine dans le pancréas des Ophidiens. *C. R. de la Société de Biologie*, 4 août 1900.
34. Tribondeau. — Pancréas des Ophidiens. *XIIIe Congrès international de médecine*, Section d'histologie, Paris, 1900.
35. — A propos de la communication de M. Laguesse. *C. R. de la société de Biologie*, 4 Août 1900.
36. Grand-Moursel et Tribondeau. — Différenciation des ilots de Langerhans dans le pancréas par la thionine phéniquée. *C. R. Société de Biologie*, 1901, p. 187.
37. Perdigeat et Tribondeau. — Description anatomique du pancréas des Ophidiens. *Procès-verbaux de la Société Linnéenne de Bordeaux*, t. LV, séance du 24 octobre 1900.
38. Völker. — Beiträge zur Entwickelung des Pankreas bei den Amnioten. *Archiv für mik. Anat.* Bd LIX, 1901, p. 62.
39. Tecqmenne. — Sur le développement du pancréas ventral chez *Lacerta muralis. Anatomischer Anzeiger*, Bd XXI, 1902, p. 278.
40. Glas. — Ueber die Entwickelung der Milz bei *Tropidonotus natrix. Sitzungsberichte der K. Akad. der Wissenschaft in Wien*, Mathem-naturwiss-Classe. Bd CIX, 29 März 1900.
*41. Laguesse et Gontier de la Roche. — Les îlots de Langerhans dans le pancréas du Cobaye après ligature. *C. R. de la Soc. de Biologie*, 5 juillet 1902.
42. Laguesse. — Sur quelques formes primitives des îlots endocrines dans le pancréas des Sélaciens et des Ophidiens. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 4e session, Montpellier, mars 1902.
43. Giannelli. — Sul valore morfologico degli accumuli di Langerhans. *Atti della R. Accademia dei Fisiocritici*, série IV, vol. XII, 1900.
*44. Laguesse. — Sur la structure du pancréas chez le *Galeus canis. Bibliographie anatomique*, t. X, p. 260, 21 juin 1902.
*45. Oppel. — Verdauungs Apparat. In *Ergebnisse der Anatomie und Entw.* Bd IX, 1900 (lit. 1899).

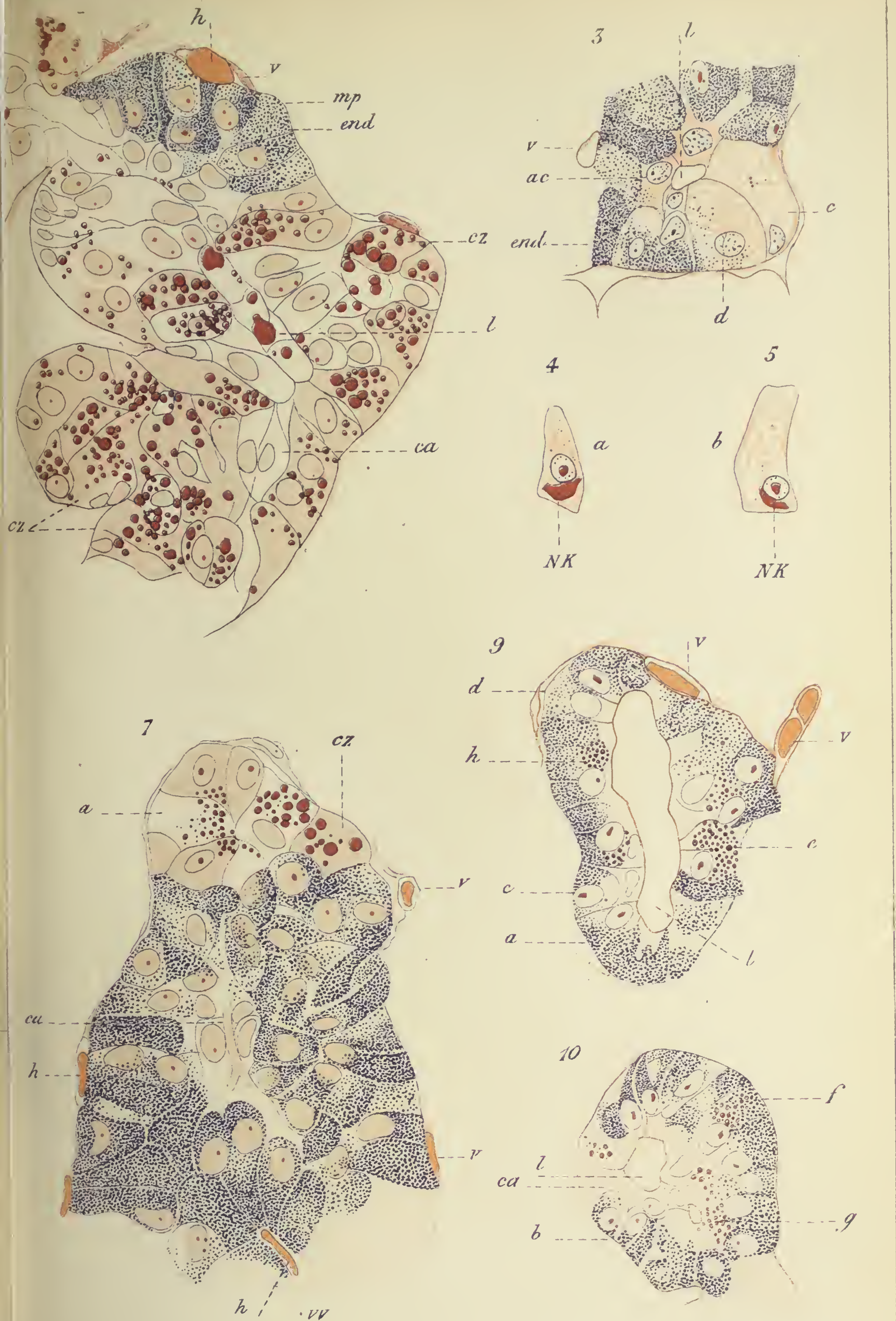
1

cq v' h,v
l'
co
v
h
v
ac
ca
ca
co
l
ca
co
ac
NK
ca cg
mp
v
cg



E. Laguesse, ad. nat. del.

PANCRÉAS DE



o. Cassas, lith.

RE ET DU NAJA

46. Giannelli. — Alcuni ricordi sulli abozzi ventrali primitivi del pancreas nei Rettili. *Atti della R. Accademia dei Fisiocritici*, sér. IV, vol. XII, p. 189.
47. Orru, Efisio. — Sullo sviluppo del pancreas e del fegato nel *Gongylus occellatus. Bolletino della R. Accademia medica di Roma*, Anno. XXV, 1898-99, fasc. III.

Explication des planches.

Planche XI.

PANCRÉAS DE LA COULEUVRE ET DU NAJA

Toutes les coupes ont été colorées par la méthode safranine-gentiane-orange; coloration spécifique du grain endocrine en violet. Elles proviennent toutes de fragments fixés avec notre mélange chromo-acéto-osmique pour glandes (formule D, ou formule J), sauf 3, 4, 5, dessinées après fixation au liquide de Flemming fort.

La figure 1 a été prise sur le Naja, toutes les autres sur la Couleuvre.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire avec l'objectif apochromatique Zeiss, immers. homog. 2 mm., apert. 1,40, et l'oculaire compensateur 4. L'échelle au bas de la figure 20 de la planche du premier mémoire (Vipère).

Lettres communes à toutes les figures.

ac, acinus.
co, cordon plein.
cz, cellule à zymogène.
ca, cellule centro-acineuse.
v, *v'*, vaisseau capillaire.
l, *l'*, lumière.
end, cellule endocrine.
NK, paranucléus.
cm, cellule mixte.
h, hématie.
cg, coagulum de suc pancréatique.

Fig. 1. — Pancréas du *Naja*. — Toute la moitié droite d'un ilot moyen, dessiné avec les portions acineuses qui font corps avec lui; — *co*, cordons coupés vers le milieu de l'ilot; — v″, vaisseau capillaire formant le centre d'un acinus interverti assez net; toutes les cellules sont disposées autour de lui à la manière de rayons; on voit nettement parmi elles deux variétés : des cellules à grains jeunes, très fins et souvent peu nombreux, des cellules plus ou moins bourrées de grains mûrs plus gros. — A droite, et de haut en bas, les cordons se continuent avec trois culs-de-sac acineux, obliques, parallèles, superposés, le supérieur (tout à droite) encore très large, le moyen réduit à une mince lunule, l'inférieur est le mieux limité; la membrane propre, *mp*, qui le sépare du précédent, s'étend à une certaine distance jusqu'entre les cordons qui font suite aux deux, et qui plus loin se fusionnent. Les calottes acineuses terminales ont toutes une lumière contenant un coagulum de suc pancréatique *cg*, et des cellules centro-acineuses. Le grand nombre de centro-acineuses dans la supérieure donnerait à penser qu'il y a régression, retrait du tissu endocrine en ce point. Tout au-dessus de l'ilot, un acinus déformé, coupé longitudinalement, dont tout le côté inférieur a été annexé par les acini intervertis sous-jacents, et dont la lumière se continue avec celle du cordon le plus supérieur *l'*, à tige centro-acineuse périphérique. — En *ac*, limites des acini environnants. Les membranes nucléaires de cellules à zymogène sont représentées minces ici parce qu'elles étaient presque décolorées.

FIG. 2. — Pancréas de la *Couleuvre*. — Bande transversale prise à travers une *zone péri-insulaire*. En *end* les cellules les plus superficielles de l'îlot; *a*, *b*, *c*, 3 acini qui se trouvent coupés en long, de plus en plus riches en grains de zymogène (comme volume et comme nombre), à mesure qu'on approche de l'îlot. C'est cette ceinture de tissu, riche en préferment, qui constitue la zone péri-insulaire. Corpuscules paranucléaires (*NK*) plus petits ou disparus au voisinage de l'îlot.

FIG. 3, 4, 5. — *Couleuvre*. — Une petite portion de la périphérie d'un îlot, taillé à angle droit en ce point. A l'angle même, deux cellules à zymogène *c*, *d*, restées incluses parmi les éléments endocrines — en 4, et 5, comme termes de comparaison, une cellule d'un acinus situé à quelque distance, et une cellule de la zone péri-insulaire environnante. — En *a*, gros paranucléus, corps cellulaire petit, peu de zymogène (les grains eux-mêmes ont été dissous par le liquide de Flemming, mais il reste les vacuoles); en *b*, petit paranucléus, corps volumineux, bourré de grosses vacuoles correspondant à autant de gros grains de Cl. Bernard; en *c*, *d*, mêmes vacuoles, mais absence de paranucléi, noyaux ayant perdu leurs membranes épaisses et leur gros nucléole; en *d*, grosses vacuoles disparues par places, cytoplasme envahi de petits grains endocrines : ce sont des éléments mixtes en voie de transformation; ils représentent le reste (sous forme de lunule rudimentaire) de l'acinus dont la lumière était en *l*, et que s'est déjà en partie annexé l'acinus interverti dont le centre est le capillaire *v*. — *ca* (*ac* par erreur) centro-acineuses.

FIG. 6. — *Couleuvre*. — Tube pancréatique primitif (à caractères spéciaux, irrégulier, très riche en cellules à zymogène, *cz*) d'un pancréas accessoire; en un point de sa paroi, au contact d'un capillaire *v*, il est envahi par la transformation endocrine, *end*; — *l*, *l'*, lumières envahies par des cellules et d'énormes grains, — *mp*, membrane propre. La masse endocrine se continuait sur les coupes suivantes, où elle se soudait avec un cordon.

FIG. 7 ET 8. — *Couleuvre*. — Deux coupes successives à travers le point de transition d'un de ces tubes pancréatiques primitifs tortueux du pancréas accessoire (pris ici à un coude), et le cordon endocrine à lumière effacée qui y fait suite. On voit en *ca* sa tige centro-acineuse. Au niveau du vaisseau *vv*, il se bifurque; la tige *ca* en faisant autant un peu au-dessus. En *a* et *b* deux cellules mixtes, ou de transition, en train de se transformer en éléments endocrines.

FIG. 9 ET 10. — *Couleuvre* ·K (jeûne très prolongé). — Deux cordons endocrines en voie d'épuisement, et se rapprochant de la forme tube pancréatique primitif. Lumière (*l*) considérablement élargie, tige centro-acineuse claire (*ca*) également élargie, envahissante (surtout sur fig. 10) : — en *a*, *b*, *c*, cellules endocrines presque vidées de leurs grains, restés dans la base seulement, noyaux abaissés sur les deux dernières ; — en *d*, cellule à grains très fins, jeunes (tentative de rechargement), — en *e*, *f*, *g*, *h*, cellules (souvent restées centrales) à grains endocrines



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

relativement très gros, plus volumineux que les plus fins grains de zymogène. Les plus gros ont le centre rouge, d'autres virent simplement au pourpre; — *v*, vaisseaux capillaires avec hématies.

PLANCHE XII.

PANCRÉAS DE LA COULEUVRE

Fixation au mélange osmio-bichromique. Traitement par la méthode de Golgi, modifiée par Ramon y Cajal. — Coupes épaisses, sauf pour 3, 4, 5. — Toutes les lumières sont imprégnées par le dépôt d'argent.

Dessin à la chambre claire. Objectif 4 (ancien) de Vérick-Stiassnie, Oc. 1. — L'échelle au bas de la figure 1.

Lettres communes à toutes les figures.

il, îlot endocrine.
ce, lumière d'un canal excréteur de moyen calibre.
ct, points de continuité des lumières d'acini avec les lumières de cordons.
ctl, les mêmes points quand la lumière forme la limite de l'îlot.
lm, limites des acini.
lm', limites des cordons.

FIG. 1. — Large plage de pancréas imprégnée, dessinée en un point où la coupe, assez épaisse, permet de voir plusieurs plans. En *il*, deux îlots, *réservés en clair par cette méthode*; en *ce*, lumière du canal excréteur, d'où partent directement : — en *a* et *b* des lumières d'acini, la première très longue et très ramifiée, — en *c* et *d*, des lumières de cordons. — En plusieurs points, *ct*, continuité des larges lumières des acini avec les fines des cordons; la lumière étant souvent bordée d'un côté par le tissu exocrine, de l'autre par l'endocrine.

FIG. 2. — Assez gros îlot régulier inclus dans le tissu exocrine, et tendant vers la disposition scalariforme. Mêmes indications, grande finesse de lumière de cordons en certains points, et anastomoses. Coupe plus fine.

FIG. 3 ET 4. — Acini coupés en long et en travers; coupes encore plus fines. Assez nombreux capillaires de sécrétion, surtout au niveau des bosselures; grains de zymogène vaguement indiqués, imprégnés par places.

FIG. 5. — Deux cordons endocrines à la limite d'un îlot. Le supérieur a une lumière périphérique, en partie bordée (à gauche) de cellules acineuses, et se continue à l'extrémité supérieure avec une calotte acineuse. Coupe fine. Limites des cellules marginales vaguement indiquées.

Erratum.

Dans le 1[er] mémoire, à propos de la méthode de coloration de Flemming modifiée (safranine-gentiane-orange), c'est *sulfite* de potasse qu'il faut lire, et non *sulfate*.

LES LYMPHATIQUES DU TUBE DIGESTIF DE LA TORPILLE

(*TORPEDO MARMORATA*, RISSO)

Par **L. VIALLETON**

Professeur d'histologie à l'Université de Montpellier.

PLANCHES XIII ET XIV.

INTRODUCTION.

L'histoire de l'anatomie comparée du système lymphatique comprend deux périodes bien distinctes. Dans l'une, qui s'étend depuis la fin du XVIIIe siècle jusqu'à la seconde moitié du XIXe, on trouve une série de travaux portant soit sur une seule classe, soit sur toutes les classes de Vertébrés, mais contenant toujours la description complète de l'appareil lymphatique chez les animaux considérés. C'est l'époque des travaux de **Hewson**, **Monro**, **Fohmann**, **Lauth**, **Hyrtl**, **Panizza**, **J. Müller**, **Rusconi**, **Ch. Robin**, auxquels se rattachent étroitement, bien qu'ils soient d'une date beaucoup plus récente, ceux de **Sappey**. Dans l'autre, qui va de 1860 à nos jours, on ne trouve plus guère de descriptions d'ensemble du système lymphatique. Tout l'effort des chercheurs porte sur la solution des problèmes histologiques de l'origine des lymphatiques et de leurs rapports avec les divers tissus. Cet effort du reste n'a pas été inutile, c'est à lui que nous devons les connaissances approfondies que nous possédons aujourd'hui sur l'anatomie générale du système lymphatique. Mais si l'on met à part les Mammifères et les Amphibiens anoures, parmi lesquels la seule Grenouille a fourni une large contribution aux

résultats acquis, les autres classes de Vertébrés ont été peu étudiées et nos connaissances sur leur système lymphatique sont restées au point où les avaient laissées les auteurs indiqués plus haut.

En dehors de la mode qui exerce aussi son influence sur la direction des investigations scientifiques, bien des causes expliquent cet abandon presque complet d'un vaste champ d'observation. La principale, et la seule que je veuille indiquer, est peut-être l'idée que l'on s'était faite, à la suite de quelques savants allemands, de la constitution du système lymphatique. On sait que pour ces auteurs les vaisseaux lymphatiques prennent naissance dans les espaces interstitiels du tissu conjonctif, avec lesquels ils communiquent largement de même qu'avec les cavités séreuses. Dans une telle conception, les recherches sur la distribution des voies lymphatiques perdaient évidemment beaucoup de leur intérêt, et il devenait pour ainsi dire inutile de poursuivre péniblement l'étude de canaux ou de lacunes s'étendant aussi loin que le tissu conjonctif et par conséquent diffus comme lui dans tout l'organisme.

Mais actuellement les choses ont bien changé et l'on est revenu à une conception toute différente du système lymphatique. **Ranvier**, pour ne citer que le plus célèbre défenseur, en France, de la communication des lymphatiques avec les lacunes du tissu conjonctif et avec les séreuses, s'est convaincu que ces vues étaient inexactes (95^2 p. 858), et que, si séduisantes qu'elles fussent, elles avaient plus nui qu'aidé à la connaissance exacte du système lymphatique (96^2 p. 975). Pour **Ranvier**, ce système est formé de tubes anastomosés entre eux, clos à leur extrémité la plus reculée, et aboutissant finalement à quelques conduits qui se déversent dans le système veineux. C'est donc un système autonome, indépendant des lacunes du tissu conjonctif, et que l'on pourrait comparer à une immense glande en tube dont le canal excréteur déboucherait dans les veines (95^3 p. 1109).

S'il en est ainsi, les études comparatives de ce système reprennent tout leur intérêt. Du moment que les voies lymphatiques ne se confondent plus, au moins en partie, avec les interstices du tissu connectif, il est important de bien déterminer leur

étendue et leur distribution, et il est capital de rechercher parmi les différents Vertébrés leurs divers modes de répartition, en même temps que le degré de leur développement dans les divers types.

Mais si, pour avoir une réponse à toutes ces questions, on s'adresse aux traités ou aux manuels récents d'anatomie comparée, on est loin d'être suffisamment renseigné. Les cœurs lymphatiques, et les organes lymphoïdes tels que les follicules clos, sont seuls l'objet de quelques détails ; il n'existe en revanche que des données brèves et imprécises sur les vaisseaux lymphatiques et sur leur arrangement. Cette pauvreté de renseignements est facile à comprendre. Se défiant des résultats obtenus par les anciennes méthodes, et mis en garde contre eux par quelques travaux sur lesquels nous insisterons plus loin, les auteurs récents ont laissé à peu près entièrement de côté les données anciennes, les seules qui traitent des vaisseaux d'une manière un peu détaillée, ou ils les signalent trop brièvement pour qu'on puisse se faire une idée de la façon dont les créateurs de l'anatomie du système lymphatique comprenaient ce système chez les différents Vertébrés. Pour s'en rendre compte il faut recourir aux travaux originaux ou tout au moins aux excellents résumés qu'en ont donnés **Cuvier** (39), **Meckel** (37), **H. Milne-Edwards** (59).

On voit alors que pour les anciens auteurs le système lymphatique existe chez tous les Vertébrés et qu'il est construit toujours à peu près sur le même plan. Chez tous il existe des lymphatiques superficiels ou cutanés et des lymphatiques profonds, musculaires ou viscéraux.

Mais ces données sont-elles certaines et peut-on les admettre encore aujourd'hui?

On a déjà fait entrevoir ci-dessus qu'il y avait des doutes à ce sujet. Ces doutes tiennent à deux causes principales : premièrement l'incertitude dans laquelle sont encore bien des auteurs relativement à la définition du système lymphatique, secondement les travaux des auteurs qui nient l'existence de ce système chez les Poissons.

La première cause d'incertitude est dissipée si nous adoptons

les vues de **Ranvier**, ce que nous ferons sans reprendre ici la discussion de la constitution du système lymphatique. Cette question, très étroitement liée à l'histoire du progrès de nos connaissances sur les vaisseaux lymphatiques et leurs origines, nous entraînerait trop loin. Il faut cependant rappeler qu'elle a été singulièrement éclaircie par les données encore récentes de **Ranvier**. Lorsque cet auteur a expliqué la formation des grandes cavités lymphatiques de la Grenouille par la confluence de vaisseaux primitivement distincts (96[2]), il a levé en grande partie les difficultés que l'on éprouvait à faire rentrer le système lymphatique des Amphibiens dans le cadre de celui des animaux supérieurs.

La seconde cause d'incertitude provient des doutes exprimés par quelques auteurs au sujet des lymphatiques des Poissons. Sans entrer dès maintenant dans un historique détaillé qui sera fait plus loin, il faut exposer ici, d'une façon sommaire, l'état de la science sur cette question.

Les anciens auteurs **Hewson** (1787), **Monro** (1774), **Fohmann** (27), **Hyrtl** (43), et plus près de nous **Jourdain** (67-68-80), **Sappey** (80), **Trois** (78-82), décrivaient chez les Poissons des lymphatiques superficiels, placés dans la peau, et des lymphatiques profonds ou viscéraux. Cependant **Ch. Robin** mit en doute la nature lymphatique des vaisseaux cutanés et dans son mémoire sur les lymphatiques des Torpilles (67) il considère le système lymphatique des Sélaciens comme limité à peu près aux viscères abdominaux. Les vues de **Robin** sur la nature des vaisseaux cutanés furent confirmées ensuite par **T.-J. Parker** (86), et par **P. Mayer** (88), qui regardent tous les deux ces vaisseaux comme des veines, mais **Mayer** alla beaucoup plus loin que **Robin**, et arriva à mettre en doute l'existence même d'un système lymphatique chez les Plagiostomes. Enfin, tout récemment, **H. Neuville** (1901) repoussa complètement l'existence d'un système chylifère chez les Cyclostomes et chez les Sélaciens. Comme le système chylifère était à peu près tout ce qui restait d'un système lymphatique après les travaux de **Robin**, on voit que si les données de **Neuville** étaient exactes, il n'y aurait plus lieu de décrire des lymphatiques chez les Sélaciens.

Cependant, diverses remarques me firent penser que cette dernière solution était peut-être un peu prématurée. En effet, **P. Mayer** (86) dit qu'il a pu parfois injecter par les « gaines lymphatiques » un système de canaux s'étendant sur la surface de l'intestin et communiquant seulement « centralement » avec les veines. C'est là un appareil vasculaire qui rappelle singulièrement les lymphatiques, et l'auteur cité l'aurait sans doute regardé comme tel si toutes ses injections lui avaient donné le même résultat, mais il n'en fut pas ainsi, — nous essaierons de montrer plus loin pourquoi. — Aussi, entraîné par les belles observations qu'il avait faites sur la peau et par la conviction qu'il en avait retirée, qu'un système lymphatique n'est pas partout nécessaire, les veines pouvant suffire à ramener les liquides interstitiels, il inclina à nier l'existence de lymphatiques chez les animaux qu'il observait. Toutefois sa négation n'est pas absolue et catégorique, et avec beaucoup de prudence il dit (p. 361) que la question de l'existence d'un système chylifère est encore ouverte.

Les données de **Neuville** peuvent se résumer à peu près ainsi : le tube digestif possède un double système veineux, l'un constitué par la veine porte et ses branches d'origine, l'autre formé par des canaux superficiels sous-péritonéaux, qui aboutissent finalement dans un sinus central placé à la face dorsale de l'estomac et par lequel ils communiquent avec les veines cardinales. Les canaux de ce système, sur la nature desquels il ne se prononce pas catégoriquement du reste, communiqueraient périphériquement avec la veine porte. **Neuville** reconnaît que le système ainsi décrit correspond à ce que beaucoup d'auteurs ont regardé comme le système lymphatique, mais il ne pense pas qu'il s'agisse vraiment de lymphatiques. En effet, on peut trouver du sang dans le sinus stomacal, et par ce dernier, on injecte des vaisseaux « manifestement veineux », ou les racines de la veine porte. De ces raisons, la première n'est pas convaincante, le sang peut très bien passer dans les troncs lymphatiques qui viennent déboucher dans les veines, on en connaît nombre d'exemples; la seconde est bien plus sérieuse, et il est clair que si l'on peut injecter les racines de la veine porte par

les vaisseaux prétendus lymphatiques, il est bien difficile de ne pas rattacher ces derniers au système veineux général.

Mais **Neuville**, pas plus que **Mayer**, n'a essayé de voir la disposition microscopique des parties au niveau desquelles se faisaient les communications vasculaires dont il vient d'être parlé. Ni l'un ni l'autre n'ont suivi au microscope les canaux superficiels et n'ont vu leurs communications avec les veines. Aussi était-il permis de se demander si ces communications, observées seulement à l'œil nu, ne rentrent pas dans le cas de ces « artefacts » si souvent constatés au cours des injections, et de supposer, — tant que l'on n'avait pas déterminé rigoureusement par l'examen histologique la manière dont elles s'établissent, — qu'elles étaient dues simplement à des ruptures entre les parois au contact de vaisseaux voisins. Cette supposition était d'autant plus plausible, que l'on n'observe pas toujours les communications en question, surtout lorsqu'on emploie des pressions faibles, comme l'a déjà signalé **Mayer**.

Pour me faire une opinion, j'ai cherché à plusieurs reprises à injecter des lymphatiques intestinaux chez divers Plagiostomes. La méthode employée était celle des injections interstitielles poussées dans les tuniques intestinales, qui donne, pour les Mammifères, d'excellents résultats. Ici elle ne m'a jamais rien donné de net et de décisif. On verra plus loin pour quelles raisons. Mais en cherchant les communications veineuses décrites entre la veine porte et les veines cardinales, un heureux hasard m'a mis sur la voie qu'il faut suivre pour injecter les lymphatiques.

Sur une *Torpille marbrée* j'avais lié le tronc de la veine porte (pour éviter le reflux de l'injection dans cette dernière à travers le foie) et je cherchais à pousser une injection dans les veines cardinales, avec l'espoir de la voir passer dans la veine porte La canule tranchante de la seringue était tenue tout à fait parallèlement à la paroi de la veine cardinale. A peine avais-je piqué le péritoine qui recouvre cette dernière et avant d'avoir enfoncé profondément l'aiguille, je vis apparaître dans le mésentère un magnifique réseau de vaisseaux par lesquels l'injection se poursuivit jusque dans des canaux très fins étendus

sur la surface de l'intestin. Le réseau formé par ces derniers différait beaucoup par son aspect de celui qu'y dessinent les vaisseaux sanguins et que je connaissais déjà pour l'avoir injecté auparavant bien des fois. Étonné, je cherchais par où avait passé l'injection et je m'aperçus que l'aiguille n'avait pas pénétré dans la veine cardinale, laquelle était du reste absolument vide, mais qu'elle était restée en dehors de celle-ci, entre sa paroi et le péritoine. L'injection n'avait pas suivi des veines, mais bien un système de canaux particuliers, creusés dans le mésentère et dans le péritoine, et qui s'étendaient jusque sur l'intestin ; de plus, elle était restée cantonnée dans ces conduits sans passer nulle part dans les racines de la veine porte que l'on voyait nettement parce qu'elles étaient remplies de sang. Ce fut un trait de lumière, et il me parut évident que ces vaisseaux répondaient au système lymphatique.

Dès lors, je repris systématiquement leur étude, les injectant tantôt seuls, tantôt simultanément avec les vaisseaux sanguins à l'aide de deux masses à injection différentes ; puis sur des préparations histologiques des tuniques intestinales, examinées en entier à plat, ou débitées en coupes, je suivis les divers réseaux vasculaires dans tous leurs détails et je précisai leurs dispositions réciproques et vis-à-vis des tuniques intestinales. J'arrivai ainsi à me convaincre qu'il y a deux sortes de réseaux bien distincts et indépendants, l'un vasculaire sanguin, l'autre lymphatique, et qu'il existe bien réellement un système lymphatique chez les Torpilles.

Dans ce mémoire je ne m'occuperai, ainsi que l'indique son titre, que des lymphatiques du tube digestif de la *Torpille* et j'entends limiter expressément mes conclusions à cette seule espèce. Après l'exposé des faits je donnerai quelques détails relatifs à la disposition du système lymphatique chez les Poissons en général, et je dirai quelques mots d'une question fort complexe, intimement mêlée à celle des lymphatiques intestinaux, la question des communications qui peuvent exister entre la veine porte et les veines cardinales. Cette question est forcément liée à l'histoire des lymphatiques à cause des confusions qui ont été faites entre ceux-ci et les veines.

Les Torpilles sur lesquelles ont porté mes recherches appartiennent toutes à la même espèce, la *Torpedo marmorata* Risso. Ces animaux étaient tous dans un parfait état de conservation, et vivants pour la plupart. Recueillis à Palavas dès l'arrivée des pêcheurs, ils m'étaient apportés immédiatement au laboratoire, et beaucoup étaient encore capables de donner des secousses électriques assez fortes. Cette intégrité organique est de la première importance dans des recherches de cet ordre.

Les figures ont été faites par un artiste très au courant du dessin histologique, M. **J. Goujet**, ce qui est une garantie pour leur exactitude.

Ce mémoire est divisé en quatre parties :

1° Historique;

2° Étude macroscopique des lymphatiques du tube digestif de la Torpille;

3° Étude microscopique de ces vaisseaux. Discussion des résultats obtenus et des méthodes;

4° Considérations générales et conclusions.

I

Les travaux de **Hewson** (1774), **Monro** (1787), **Fohmann** (27), **Hyrtl** (43), ont été résumés dans les leçons si richement documentées de **H. Milne-Edwards** (59). Il est inutile de les examiner ici un à un en détail. Ce sont des travaux purement anatomiques, insuffisants pour élucider complètement les questions dont ils traitent, et il suffira d'exposer brièvement leurs résultats pour montrer l'idée que se faisaient leurs auteurs de la forme et de la distribution du système lymphatique chez les Poissons. Ce court exposé suffira d'autant mieux qu'on trouvera plus loin de longs détails sur les travaux de **Sappey** (80), que l'on peut considérer comme la continuation directe, et pour ainsi dire l'achèvement de l'œuvre des auteurs précédemment cités. On pourra prendre par là une pleine connaissance de ce que pouvait donner le développement des investigations faites avec les mêmes méthodes et dans le même esprit que celles des anciens auteurs.

Pour ceux-ci, le système lymphatique des Poissons comprend deux divisions : l'une qui a ses racines dans le tube digestif et qui constitue le système *chylifère*, l'autre qui prend naissance dans toutes les parties du corps et qui forme les *lymphatiques* proprement dits.

Les vaisseaux chylifères provenant surtout de l'intestin grêle forment un ou deux renflements latéraux, les *réservoirs du chyle*, qui donnent naissance en avant à un conduit d'abord unique, mais qui ne tarde pas à se bifurquer en deux *conduits thoraciques* droit et gauche, qui se jettent dans les veines caves antérieures (canaux de Cuvier) correspondantes, après avoir reçu les lymphatiques proprement dits. Ceux-ci forment plusieurs troncs principaux, qui sont : 1° un tronc médian ventral, qui né au niveau de la nageoire anale se poursuit en avant à travers la peau, jusqu'au niveau de la ceinture thoracique, où il se bifurque pour se jeter dans les conduits thoraciques de chaque côté; 2° des troncs latéraux superficiels et profonds, placés dans la peau et au-dessous d'elle, qui suivent les flancs pour venir se rendre finalement, en avant, dans le précédent; 3° des troncs venus de la tête et des branchies et qui s'ouvrent également dans le premier; 4° un tronc cutané dorsal et médian, et enfin 5° un tronc profond placé au voisinage du canal rachidien et qui débouche dans le canal thoracique.

Ayant donné cet exposé sommaire du système lymphatique chez les Poissons en général, nous ne nous occuperons plus maintenant dans cet historique que des travaux se rapportant aux Sélaciens, ou même simplement à la Torpille et aux animaux les plus voisins de cette dernière, les Raies.

Leydig (52, 53) étudia le premier histologiquement les vaisseaux lymphatiques des Poissons. Il observa (52) les lymphatiques de l'estomac et de l'intestin de *Raja batis*. Les vaisseaux sanguins qui conduisent des courbures de l'estomac au foie sont entourés d'une gaine grisâtre. **Leydig** (p. 68-69) se convainquit que « les vaisseaux sanguins courent dans l'intérieur d'un vaisseau lymphatique et que ce dernier représente la gaine ». Dans l'intérieur du lymphatique il y a de place en place des filaments transversaux qui vont de la paroi du lymphatique à l'adventice

du vaisseau; ce sont vraisemblablement des formations de soutien. Les lymphatiques ne possèdent pas de valvules. Dans ce même mémoire **Leydig** signale pour la première fois (p. 69) de petits corps discoïdes, en rapport avec les vaisseaux sanguins et lymphatiques, et formés de fibres enroulées sur elles-mêmes. Ces corps n'existent que chez les Raies; il les appela « türbanliche Körper ». Comme on ne les rencontre pas chez les Torpilles nous pourrions nous abstenir d'en parler, mais ils ont été si intimement liés plus tard à l'histoire de l'anatomie générale du système lymphatique qu'il est indispensable de les mentionner.

Un an plus tard (53) **Leydig** revient sur les lymphatiques des Plagiostomes, et représente (pl. XIII, fig. 8) un lymphatique renfermant un vaisseau sanguin porteur de corps en turbans, lesquels font saillie dans la lumière du lymphatique.

Ch. Robin a étudié à diverses reprises le système lymphatique des Sélaciens. Je ne retiendrai que son dernier mémoire, le plus considérable qu'il ait écrit sur la question et celui qui exprime sa pensée définitive. **Ch. Robin** (67) admet que le système lymphatique des Torpilles est réduit aux chylifères, aux lymphatiques du péritoine tapissant les organes génito-urinaires et à ceux du péricarde. Les seuls organes pourvus de lymphatiques chez ces animaux sont en effet : « 1° le tube digestif depuis la fin de l'œsophage jusqu'à l'anus; 2° le pancréas et son conduit, mais pas la rate; 3° les conduits hépatiques (vésicule biliaire et canal cholédoque); 4° l'oviducte, les canaux déférents, le cloaque, mais pas l'ovaire ni le testicule; 5° le péritoine en avant du rein, mais pas le rein; 6° le cœur et la portion intra-péricardique de l'artère branchiale; 7° la surface des sinus veineux sus-hépatiques, de la veine cave et de ses sinus, de la veine porte et des artères correspondantes ». Tous ces lymphatiques se jettent dans deux réservoirs triangulaires placés dans le mésentère gastrique au-devant des veines caves (cardinales) et qui s'abouchent finalement dans la dilatation que les veines caves présentent avant leur arrivée dans le sinus de Monro (p. 1, 2). L'abouchement est du reste variable suivant les espèces et même suivant les individus.

Les conduits collecteurs des réseaux particuliers à chaque organe suivent pour arriver aux réservoirs les artères et les veines de l'organe auquel ils appartiennent. Ainsi le tronc collecteur des lymphatiques de l'intestin s'étend des réservoirs à l'extrémité de l'intestin en suivant les vaisseaux dorsaux de ce dernier; les réseaux de l'estomac aboutissent à des conduits qui accompagnent les veines des courbures; les réseaux péritonéaux se rendent dans des collecteurs qui accompagnent l'aorte et recouvrent les veines caves (p. 3, 5). Comme **Leydig**, **Robin** a remarqué que les lymphatiques collecteurs forment des gaines aux vaisseaux sanguins, mais il ajoute avec plus d'exactitude qu'un lymphatique seul n'entoure jamais complètement le vaisseau sanguin, mais forme seulement la moitié, les trois quarts ou les deux tiers d'une gaine à ce dernier (p. 18). Il a décrit aussi les formes différentes du réseau lymphatique sur les diverses parties du tube digestif (p. 6, 11), indiquant avec précision la finesse du réseau intestinal comparativement à la largeur de celui qui recouvre la face convexe du pancréas. En somme il a représenté assez exactement les lymphatiques du tube digestif, bien qu'on puisse lui reprocher d'avoir dessiné des réseaux trop uniformes, à mailles trop serrées et formées par des vaisseaux un peu plus gros que dans la nature. Tous ses dessins représentent des préparations anatomiques, étudiées simplement à l'œil nu. La seule figure histologique qu'il donne, et qui représente un capillaire lymphatique engainant un vaisseau sanguin, n'est pas empruntée aux Poissons, mais au mésentère du *Lacerta stirpium* (pl. XIV, fig. 1).

Semper (75), dans son célèbre mémoire sur le système uro-génital des Plagiostomes, parle accessoirement des lymphatiques; il signale leur présence dans l'organe épigonal et dans la glande génitale. Dans la partie épigonale des plis génitaux les cellules du stroma sont serrées, tandis que dans les glandes génitales, surtout au moment de la maturité sexuelle, elles sont séparées en cordons par de gros espaces lymphatiques (*Hexanchus*, *Acanthias*) qui, ainsi que les canaux plus petits, ont un aspect particulier. Tandis que les vaisseaux sanguins artériels et veineux ont toujours une paroi musculaire, les lymphatiques n'ont

jamais de paroi propre, ils sont limités directement par les cellules du stroma et n'ont jamais de couche musculaire si mince qu'elle soit. Ce sont des cavités creusées dans le stroma. Ils ne sont pas cylindriques comme les vaisseaux sanguins, mais irréguliers. Leurs parois ne sont pas lisses mais bosselées çà et là par la présence d'amas cellulaires et on peut voir dans leur intérieur des coagulats avec des cellules sanguines indubitables. Semper conclut en disant à titre d'hypothèse que « le stroma cellulaire des deux parties des plis génitaux paraît être une glande lymphatique dont les cellules tombant dans la lumière des espaces lymphatiques se transforment en vrais globules du sang » (p. 234). J'ai cité à peu près textuellement cette description, la plus détaillée que nous possédions sur les lymphatiques génitaux. Il est vrai que la nature lymphatique des espaces décrits, n'étant fondée que sur l'examen de coupes et non corroborée par des injections totales, peut être mise en doute.

Sappey (80) n'a pas décrit les lymphatiques des Torpilles, mais je résumerai ici sa description de ceux des Raies, très voisines des précédentes, pour donner une idée de la manière dont il comprenait le système lymphatique de ces animaux.

Sappey distingue des lymphatiques cutanés, des lymphatiques musculaires et de l'organe électrique, des lymphatiques viscéraux. Les premiers naissent dans l'épaisseur de la peau, par des réseaux de forme variable suivant les points. Sur les nageoires pectorales ils forment en général des mailles étroites quadrilatères; sur la nageoire ventrale, le dos, l'abdomen, ils présentent des mailles plus larges, ovales ou arrondies (pl. V, fig. 1, et pl. VI, fig. 1). Les troncs auxquels aboutissent ces réseaux sont disposés un peu différemment sur la face dorsale et sur la face ventrale de l'animal.

Sur la face dorsale ils forment une sorte de long conduit placé d'abord en dehors de l'appareil branchial, puis se rapprochant de la ligne médiane en arrière de ce dernier pour se continuer parallèlement à la ligne médiane dorsale, jusqu'à l'extrémité de la queue. Ce conduit peut être divisé en deux parties : 1° une partie antérieure, le *grand confluent de la lymphe*; 2° une partie postérieure, le *grand sinus postérieur*. Le grand confluent

lymphatique s'étend depuis l'évent jusqu'à la partie postérieure de l'appareil branchial dont il suit le bord externe en décrivant une courbe à convexité tournée en dehors. Dans ce trajet il reçoit en avant, à son extrémité antérieure, un tronc (*tronc antéro-postérieur de la grande aile*) qui lui apporte la lymphe du tiers antérieur de la nageoire pectorale, puis sur son bord externe convexe viennent s'ouvrir deux troncs (*tronc latéral antérieur* et *tronc latéral moyen*), qui y déversent la lymphe de la plus grande partie de la nageoire pectorale. Arrivé en arrière des branchies, le grand confluent s'enfonce perpendiculairement dans l'épaisseur du corps pour se terminer à l'origine du canal de Cuvier, en s'ouvrant sur sa paroi supérieure. Avant de s'ouvrir dans le système veineux le grand confluent a reçu en arrière le grand sinus postérieur qui lui amène la lymphe de la partie postérieure du corps, et notamment celle de la peau de la moitié postérieure de la nageoire pectorale qui lui est apportée par le *tronc latéral postérieur*, celle de la paroi dorsale (*réseau lombaire*) et celle de la nageoire ventrale. En outre le grand sinus postérieur reçoit un vaisseau longitudinal placé en dedans de lui, plus près de la ligne médiane et qui l'accompagne sur la plus grande partie de la queue, le *petit sinus postérieur*.

Il est très remarquable que le grand sinus postérieur ne ramène pas dans le grand confluent toute la lymphe qu'il peut contenir, car il communique directement en divers points avec le système veineux. Ainsi il émet latéralement au niveau de la ligne de séparation des deux nageoires un gros tronc plongeant qui s'enfonce dans le corps et qui communique largement avec le plexus veineux entourant l'articulation de la nageoire ventrale, et il existe aussi d'autres communications entre lui et les réseaux qu'il reçoit et le système veineux. Enfin il y a encore parmi les lymphatiques cutanés dorsaux un petit système autonome formé par les lymphatiques de la peau de la tête, qui se résument en deux troncs passant l'un en dedans, l'autre en dehors du globe de l'œil et viennent se jeter dans la jugulaire interne ou l'un de ses affluents.

Sur la face ventrale on ne trouve plus un long conduit ininterrompu d'avant en arrière, mais des systèmes distincts de canaux

se jetant directement dans les veines et qui sont : 1° un système de canaux ramenant la lymphe de la moitié correspondante de la tête et de la nageoire pectorale, puis de l'espace interbranchial (tous ces conduits viennent déboucher au niveau de la partie antérieure du grand confluent dorsal qu'ils abordent par sa face inférieure); 2° le tronc postérieur de la pectorale qui reçoit la lymphe de la moitié postérieure de celle-ci, puis s'enfonce dans l'épaisseur du corps et vient se jeter dans le tronc commun des veines de la grande aile; 3° les lymphatiques de la nageoire ventrale qui se jettent dans les veines extra-pelviennes de l'articulation coxale, comme le fait d'autre part le tronc latéral externe du grand sinus postérieur dorsal; 4° enfin, le système des lymphatiques péri-anaux qui, très développés et communiquant avec ceux du cloaque et de l'intestin, forment de gros troncs très courts disparaissant presque aussitôt dans les veines de la nageoire postérieure.

Les lymphatiques musculaires communiquent avec ceux de la peau. Un certain nombre d'entre eux appartenant aux cloisons qui séparent les muscles blancs des muscles rouges de la face inférieure de la nageoire pectorale, se réunissent en un tronc qui se jette dans le tronc commun des veines de la grande aile.

Les lymphatiques viscéraux naissent par des réseaux serrés à la surface du tube digestif; ils aboutissent à un grand plexus central situé dans le péritoine reliant l'œsophage au pancréas et au foie et qui provient de quatre sources : 1° le plexus de la grande courbure de l'estomac; 2° le plexus de la petite courbure; 3° le plexus longitudinal de l'intestin; 4° le plexus du hile du foie. Le grand plexus central entoure l'œsophage dorsalement et sur les côtés, il se termine par quatre ou cinq gros troncs, dont deux ou trois se perdent dans le plexus œsophagien, et dont les deux restants s'ouvrent sur la paroi supérieure du canal de Cuvier, l'un à droite, l'autre à gauche. Leur embouchure présente une ou deux valvules, insuffisantes pour les fermer après la mort, mais qui l'oblitèrent complètement dans l'état physiologique, « car on ne voit jamais le sang pénétrer dans le grand plexus central » (p. 32).

Si l'on résume ces données on voit que chez les Raies le système lymphatique se compose principalement de vaisseaux cutanés et de vaisseaux viscéraux. Les lymphatiques cutanés communiquent avec le système veineux en nombre de points; en effet : 1° le grand confluent débouche dans le canal de Cuvier; 2° le grand sinus postérieur se déverse en partie par le tronc latéral externe dans les veines de l'articulation coxale; 3° les lymphatiques de la moitié postérieure de la face ventrale de la pectorale se jettent directement dans le tronc veineux commun de cette nageoire; 4° les lymphatiques de la nageoire ventrale se rendent dans les veines de l'articulation coxale; 5° il existe des anastomoses entre les lymphatiques péri-anaux et les veines de la nageoire ventrale; enfin 6° les lymphatiques péri-oculaires se jettent dans la jugulaire interne. Les lymphatiques viscéraux, eux, ne communiquent qu'en deux points avec le système veineux, à savoir au niveau de leur embouchure dans les canaux de Cuvier.

Ces communications si nombreuses des lymphatiques cutanés avec le système veineux, le fait que le grand sinus postérieur (p. 21) et que les rameaux d'origine de ces prétendus lymphatiques cutanés (p. 24) renferment souvent du sang, doivent être retenus dès maintenant; en effet tout cela donne à penser que bien des rameaux décrits par **Sappey** comme lymphatiques sont sans doute veineux. En tout cas on n'admet guère dans les autres Vertébrés des communications aussi nombreuses avec le système veineux ou, si l'on veut, autant de points d'arrivée des lymphatiques dans les veines.

Mentionnons aussi que dans son mémoire **Sappey** décrivit à nouveau les corps en turbans de **Leydig**, dont il reconnut la nature musculaire, mais qu'il prit bien à tort pour des cœurs lymphatiques.

Phisalix (85) décrivit les lymphatiques de la rate chez divers Sélaciens. Ils forment un réseau capsulaire et un réseau profond. Le capsulaire se continue avec celui du méso gastro-splénique et aboutit finalement par l'intermédiaire de ce dernier à un sinus lymphatique placé à la face dorsale de l'œsophage (*sin. l.* fig. 2, pl. XIX). Le réseau profond accompagne les artères et les veines

de l'organe, il « ne pénètre pas dans le manchon de réticulum épaissi qui entoure les capillaires terminaux, et il cesse au moment où la gaine conjonctive disparaît » (p. 33).

Phisalix signale aussi les corps discoïdes de **Leydig** dans la capsule splénique de la Raie. Ils sont formés pour lui par des fibres connectives parallèles, étroitement pressées les unes contre les autres, et sont placés sur le trajet des lymphatiques. L'auteur les désigne sous le nom de *boutons lymphatiques* et pense qu' « ils servent d'intermédiaires entre les vaisseaux lymphatiques et les mailles du tissu conjonctif. Dans ce cas ils constitueraient donc un lieu d'origine des lymphatiques » (p. 38).

T.-J. Parker (86) rattache résolument au système veineux les vaisseaux cutanés si souvent considérés comme lymphatiques. Il en décrit chez *Mustelus antarcticus* trois groupes principaux : 1° la veine cutanée dorsale, 2° la veine cutanée ventrale, et 3° les veines cutanées latérales. La veine cutanée dorsale, plongée dans l'épaisseur du derme, s'étend de la queue jusqu'un peu en avant de la nageoire dorsale. Elle forme un cercle allongé autour de chaque nageoire dorsale, et dans l'angle postérieur du cercle qui entoure la première dorsale elle émet une branche médiane qui plonge dans le septum médian sus-rachidien, et arrivée sur la colonne vertébrale passe à gauche de celle-ci pour se jeter dans la veine porte rénale du même côté. C'est là la voie de retour du sang de cette veine. La veine cutanée ventrale peut être considérée comme un vaisseau continu depuis la queue jusqu'à la ceinture scapulaire, formant des cercles autour de la nageoire anale et du cloaque. Au niveau du cercle cloacal elle entre en relations avec d'autres veines (v. fémorale, v. latérale abdominale), mais sa principale voie de retour se trouve à sa partie antérieure, au niveau de laquelle elle se trifurque et se continue par les deux branches externes de cette sorte de trident, avec le tronc commun des v. abdominale latérale et brachiale, qui se jette à son tour dans le sinus veineux. Les veines cutanées latérales, placées entre la peau et les muscles, s'étendent sur la queue et sur le tronc. Elles s'anastomosent en arrière avec la cutanée dorsale et avec la caudale, en avant elles se jettent dans le sinus subscapulaire et par lui

dans les sinus cardinaux (*loc. cit.*, p. 720-721). Il n'est pas difficile de voir que les veines ainsi décrites correspondent aux lymphatiques cutanés des anciens auteurs.

P. Mayer (88) fit une série d'observations sur la circulation du sang chez de jeunes Plagiostomes vivants (peau des nageoires) et il vit que dans un même vaisseau cutané pouvaient circuler tantôt un liquide riche en globules rouges et fortement coloré, tantôt un liquide pauvre en globules, clair et d'aspect lymphatique. Ce changement du contenu des vaisseaux résulte de l'isolement de portions plus ou moins étendues de l'appareil circulatoire, isolement qui peut être causé aussi bien par la contraction des parois vasculaires que par celles des « sphincters ». Les corps en turbans ne sont en effet autre chose que de petits sphincters de fibres lisses placés sur le cours des vaisseaux périphériques, aussi bien artériels que veineux, et non pas simplement sur celui des lymphatiques comme le croyait Sappey, car ces derniers n'existent pas. Ces sphincters ne se rencontrent pas chez toutes les espèces de Raies, ils sont surtout abondants chez la *R. clavata*, leur rôle est encore assez énigmatique, en tout cas ils n'ont rien à faire avec des *cœurs lymphatiques*. En résumé, pour ce qui regarde les vaisseaux cutanés, un même vaisseau conduit tantôt plus de sang, tantôt plus de lymphe, il faut donc désigner chez les Raies tous les vaisseaux non artériels comme des veines dont le contenu peut changer selon les temps et les lieux. P. Mayer pense que la lymphe peut très bien diffuser directement dans les capillaires, et, avec Ch. Robin et T.-J. Parker, il nie la présence dans la peau des Sélaciens de voies lymphatiques constantes.

Pour ce qui a trait aux lymphatiques intestinaux, P. Mayer rapporte que si l'on suit les chylifères de Robin sur les parois du tractus digestif, on les voit accompagner les artères et les veines sur un long parcours. Sur l'intestin spiral en particulier ils partent de l'artère dorsale ou de la branche ventrale transversalement par rapport à l'axe longitudinal de l'intestin, en formant des mailles assez régulières. « Si l'on pique avec une fine canule les gaines lymphatiques, et si l'on injecte avec une pression tout à fait faible, on remplit non seulement tous les

espaces du chyle dans la gaine, tandis que les vaisseaux sanguins demeurent intacts, mais encore se montrent sur l'intestin spiral lui-même d'importants vaisseaux tout à fait superficiels qui courent parallèlement aux branches artérielles et se ramifient partie dans la musculature, partie dans le tissu conjonctif » (p. 360). L'auteur ajoute en note à ce passage : « Naturellement on peut avec une pression plus forte injecter non seulement l'ensemble des veines du tractus, mais aussi celles des branchies, etc.; inversement il arrive de laisser vides les espaces lymphatiques dans les gaines par une injection prudente des vaisseaux. Les deux systèmes sont unis centralement seulement par quelques points » (p. 360, note 1). Il n'a pu détermi ner si les vais seaux injectés par les gaines pénètrent jusque dans les villosités de la muqueuse, car quoique celles-ci se colorent en bleu ce n'est pas une preuve qu'il y ait des chylifères particuliers dans leur épaisseur, « il est toujours possible que les vaisseaux du chyle soient en communication avec les veines déjà à l'intérieur de la paroi intestinale » (p. 360, note 3), et sur les coupes il n'a jamais vu dans les villosités deux sortes de vaisseaux séparés. A la suite de ces observations il laisse « ouverte la question de l'existence d'un vrai système de chylifères » (p. 361), tout en pensant que les vaisseaux intestinaux peuvent se comporter comme ceux de la peau et transporter tantôt du sang, tantôt du chyle. Pour lui des vaisseaux spéciaux pour le chyle n'ont pas encore été indiqués avec certitude.

La même année paraît un mémoire de **Hochstetter** (88) dans lequel l'auteur regarde comme des veines chez *Acanthias*, les gaines lymphatiques de **Leydig**. On ne peut guère en effet rapporter à autre chose qu'à ces gaines, les vaisseaux qu'il désigne comme « die Eingeweidearterien umspinnenden Venen », p. 126. **Hochstetter** admet sans discussion la nature veineuse de ces vaisseaux, il ne fait aucune allusion à la qualité de lymphatiques qu'on pourrait leur attribuer d'après **Leydig** et **Robin** dont il ne mentionne pas le travail de 1867.

Nous citerons maintenant deux mémoires dans lesquels il est fait brièvement mention de lymphatiques chez les Sélaciens. Ce sont ceux de **Pilliet** (90) et de **Laguesse** (90). **Pilliet**, à propos

du tissu adénoïde du tube digestif des Poissons cartilagineux, signale la présence dans le chorion muqueux de l'œsophage de la Torpille, de nombreuses « fentes lymphatiques » et de grands « sinus lymphatiques » dans la couche adénoïde sous-jacente à ce chorion. **Laguesse** mentionne, dans la gaine adventive des artères de la rate des Sélaciens, des lymphatiques peu développés (p. 471).

H. Neuville (1901) décrit dans le repli mésentérique qui unit l'œsophage et la portion initiale de l'estomac à la colonne vertébrale, chez les Sélaciens, un sinus « généralement vide » (p. 90) et renfermant parfois du sang. Chez les Raies où il est plus différencié que chez les Squales, on arrive en l'injectant à remplir une foule de vaisseaux dont beaucoup sont « manifestement veineux », et on détermine en même temps l'apparition autour de certains trajets artérioso-veineux, d'espaces considérés comme lymphatiques. Quelle est la nature de ces espaces? L'auteur ne peut se prononcer à cet égard, en tout cas « ils n'ont rien de commun avec un appareil chylifère au sens où l'on a l'habitude d'employer cette expression » (p. 91). Lorsqu'on injecte le sinus stomacal l'injection remplit, au moins en partie, quelques rameaux du système porte hépatique, et, en même temps, une foule de canaux qui se répandent à la surface de l'estomac et de l'intestin. A quoi répondent ces vaisseaux? **Neuville** reconnaît qu'ils correspondent assez bien aux lymphatiques intestinaux décrits par **Ch. Robin**, mais il nie qu'il s'agisse vraiment de lymphatiques en se basant sur un ensemble de raisons que l'on peut résumer ainsi : 1° les sinus auxquels ils aboutissent renferment parfois du sang; 2° les vaisseaux étendus à la surface de l'intestin communiquent avec les racines de la veine porte; 3° puisque **P. Mayer** a montré que le sang des veines cutanées peut être incolore, la présence d'un liquide incolore dans les vaisseaux intestinaux ne saurait prouver que ces vaisseaux sont des lymphatiques. Les vaisseaux qui accompagnent les troncs artériels et veineux, et que **Leydig** considérait comme des gaines lymphatiques, sont des *vasa vasorum*. On les voit naître des vaisseaux, leur origine « aux dépens de la veine intestinale dorsale y est très évidente » (p. 104). Quant aux chy-

lifères proprement dits, l'auteur pense qu'ils font défaut, il lui « paraît plus conforme aux faits et aux données anatomiques d'attribuer aux lacunes veineuses qui dépendent des veines intestinales le rôle que l'on attribue parfois dans le phénomène d'absorption aux chylifères des Vertébrés supérieurs » (p. 96). « Rien n'autorise à dire qu'il y ait ici (chez les Sélaciens) un système chylifère indépendant » (p. 105). Pour bien faire comprendre la pensée de **Neuville** sur le système vasculaire intestinal qui a été souvent considéré comme lymphatique, je citerai textuellement le passage ci-dessous : « La circulation veineuse intestinale, en outre du système porte, comprend un système qui, débouchant dans les sinus cardinaux ou de Monro, au niveau de l'œsophage, amène directement dans le torrent circulatoire une partie du sang qui a irrigué l'intestin sans qu'il passe au préalable par le foie. Ce dernier système qui peut contracter des rapports étroits avec la vascularisation génitale est moins important que le premier et il est établi d'après un plan beaucoup moins constant. Sa nature prête à controverse et les auteurs qui s'en sont occupés jusqu'ici le considèrent non comme veineux, mais comme lymphatique (chylifère) ; il a été le point de départ d'une foule de descriptions anciennes ou récentes du système dit chylifère des Sélaciens.

C'est en effet à lui que se rapporte le réseau *lymphatique superficiel* que **Meckel** décrit conjointement avec un réseau profond dans l'intestin des Sélaciens » (p. 60).

Nous terminons là cet historique dont la longueur sera excusée par la nécessité de citations précises que nous pourrons y retrouver, lors de la discussion des résultats obtenus par les auteurs et par nous-même.

II

Pour bien comprendre la disposition des lymphatiques et pour préciser la technique en indiquant bien exactement les points par lesquels l'injection doit être faite, il importe de donner une brève description d'ensemble du tube digestif et des replis péritonéaux qui rattachent ses différentes parties entre elles ou à la paroi dorsale de la cavité abdominale.

L'animal étant placé sur le dos et la paroi ventrale enlevée, pour bien voir les parties que nous allons décrire il faut d'abord tirer fortement l'estomac vers le côté gauche de l'animal (fig. 1, pl. XIII). Dans ce mouvement l'extrémité antérieure de l'intestin spiral est transportée de la fosse abdominale droite où elle se trouvait primitivement, sur le côté gauche. De plus, dans la figure, on a fait tourner un peu l'intestin sur son axe longitudinal, afin d'apercevoir son bord dorsal *d*, qui n'aurait pas été visible sans cela.

Les choses étant ainsi disposées on voit très bien les principaux replis péritonéaux sur lesquels nous devrons insister à cause de leur importance, et les principales parties du tube digestif : estomac, *es.*, tube pylorique, *t. p.*, intestin spiral, *i. s.*, organe digitiforme ou glande rectale, *gl. r.* La continuité entre le tube pylorique et l'intestin spiral est cachée par un repli péritonéal qui s'étend au-dessus d'eux. Comme parties annexées au tube digestif on peut voir encore dans la figure 1 une partie du pancréas, *p*, située sur la partie antérieure de l'intestin spiral et comme confondue avec lui, et le lobe droit du foie, *h. d.* Le lobe gauche de cet organe a été enlevé. Quant à la rate et à la partie gauche du pancréas, elles sont cachées sous l'intestin à cause de la torsion que l'on a fait subir à ce dernier.

Parmi les replis péritonéaux, signalons d'abord le mésentère gastrique, *m. g.* C'est une lame verticale qui s'étend entre la colonne vertébrale et la partie la plus antérieure de l'estomac. Sur ses côtés cette lame se continue avec des mésos hépatiques dont on voit bien celui du côté droit, *m. h.* Le mésentère gastrique ne s'étend que sur la partie antérieure de l'estomac ; en arrière il s'arrête bien vite, de sorte qu'il existe entre le bord dorsal de l'intestin et la colonne vertébrale une vaste ouverture permettant de passer du côté droit au côté gauche de la cavité abdominale. Cette ouverture est limitée en avant par le mésentère gastrique, du côté dorsal par un repli péritonéal peu élevé *r. m.*, qui continue le mésentère gastrique en arrière et le relie à la glande rectale, du côté ventral par le bord dorsal de l'intestin spiral. Vu de côté comme dans la figure, le mésentère gastrique a donc une forme triangulaire avec une base placée

le long de la colonne vertébrale, un bord antérieur rattaché à l'estomac et un bord postérieur qui forme justement la limite antérieure de cette grande ouverture mésentérique dont il a été question. Vers le sommet du triangle ainsi constitué on rencontre un cordon cylindrique, assez épais, qui se porte vers la partie antérieure de l'intestin. Ce cordon est libre sur une étendue variable (de quatre à huit millimètres, suivant les individus), et vient se perdre en arrière dans les replis péritonéaux placés entre la petite courbure de l'estomac et le sommet de l'intestin spiral. C'est un des organes les plus importants comme lieu de passage des vaisseaux lymphatiques; il est formé par l'artère cœliaque qui en occupe le centre et tout autour de laquelle sont placés de nombreux vaisseaux, les « gaines lymphatiques » de Leydig. Le tout est entouré de péritoine. J'appellerai cette sorte de cordon vasculo-péritonéal le *cordon cœliaque*, *c. c.*

Le cordon cœliaque se confond en arrière avec le péritoine de l'intestin spiral et avec divers replis péritonéaux que nous allons étudier maintenant. On voit d'abord une large lame mince et aplatie qui s'étend de la petite courbure de l'estomac et de l'intestin spiral jusque sur le foie. Cette lame, que l'on peut appeler le méso *gastro-entéro-hépatique*, *m. g. e. h.*, est libre sur la plus grande partie de son étendue, c'est-à-dire depuis la limite antérieure du méso gastro-pylorique, au-dessous de l'orifice, *o*, d'un côté, et depuis le cordon cœliaque, de l'autre, jusqu'au foie. Dans toute cette étendue, elle passe au-dessus de la face droite et du bord ventral de l'estomac puis de l'œsophage sans y adhérer. Dans ce méso sont contenus le canal cholédoque et la veine porte. Arrivé vers son extrémité antérieure chacun de ces deux conduits se bifurque et fournit une branche à chacun des deux lobes droit et gauche du foie. Au delà de cette bifurcation le méso se continue sous la forme d'une large lame péritonéale mince qui réunit les deux lobes du foie, et dans l'épaisseur de laquelle prend place une bande de substance hépatique qui se porte transversalement d'un lobe du foie à l'autre, formant entre eux une sorte de pont hépatique continu. Au delà de ce pont la lame péritonéale se poursuit

encore du côté céphalique et entoure les oviductes qui viennent se réunir sur la ligne médiane centrale, puis passe sur l'œsophage et sur les parois antéro-latérales de la cavité abdominale avec lesquelles elle se continue. Le méso gastro-entéro-hépatique se continue en arrière dans divers replis péritonéaux, parmi lesquels nous connaissons déjà le cordon cœliaque. Les autres, qu'il nous reste à décrire, sont le méso *gastro-pylorique*, *m. g. p.*, ou de la petite courbure, et le méso de la grande courbure ou *épiploon gastro-pylorique*, *e. g. p.* Le méso gastro-pylorique s'étend de la moitié postérieure de la petite courbure de l'estomac au tube pylorique, il renferme les vaisseaux de la petite courbure. Le méso de la grande courbure est une sorte de repli flottant, plus ou moins étendu suivant l'état de réplétion de l'estomac, et très comparable à ce point de vue au grand épiploon des Mammifères [1]. Ces deux mésos se continuent l'un dans l'autre et avec le péritoine qui recouvre la partie antérieure de l'intestin spiral, péritoine dans lequel vient se perdre le cordon cœliaque.

La partie antérieure de l'intestin spiral est maintenue dans un rapport fixe avec l'estomac par un lien très fort, sorte de ligament qui, parti du bord dorsal de l'estomac, passe sur le bord dorsal de l'intestin, le long duquel il se poursuit, reliant ainsi la portion antérieure de ce dernier à la moitié antérieure de l'estomac (*ligament gastro-intestinal*).

Tels sont les principaux replis péritonéaux. Il y a encore, sur la face gauche du tractus digestif, et par conséquent invisible dans la figure, un repli qui s'étend de la petite courbure

1. La forme de cet épiploon est en rapport avec la dilatabilité de l'estomac qui est très grande. En effet l'estomac est souvent vide, mais on y rencontre parfois des proies entières de dimensions relativement considérables, et que l'on est étonné de voir chez des animaux pourvus d'une bouche assez petite. J'ai observé dans l'estomac d'une Torpille longue de 41 centimètres (du bout du museau à l'extrémité de la queue), large de 28 centimètres et dont la bouche, fermée, mesurait seulement 18 millimètres d'un de ses angles à l'autre, une Dorade longue de 19 centimètres, haute de 6 (diamètre dorso-ventral) et du poids de 85 grammes. Chez un autre individu long de 43 centimètres, large de 29, avec une bouche de 3 centimètres de largeur, il y avait à la fois un Loup long de 19 centimètres (caudale non comprise), haut de 5 centimètres, du poids de 75 grammes, et une Dorade longue de 8 cent. (caudale non comprise), haute de 4 cent. et pesant 20 grammes. Ces Poissons étaient intacts; ils n'avaient pu être saisis qu'après avoir été foudroyés par la Torpille, qui les avale en commençant par la tête, sans cela les rayons de la nageoire dorsale relevés pendant le mouvement de déglutition la blesseraient.

de l'estomac sur l'intestin spiral, qu'il aborde par sa face gauche. Ce repli renferme la rate, laquelle est en contact intime avec le lobe gauche du pancréas placé sur la partie antérieure de l'intestin spiral. Il n'a que peu d'importance au point de vue des voies lymphatiques.

Avant de faire l'injection il est bon d'observer le mésentère gastrique avec soin, pour voir quels rapports les vaisseaux qu'il renferme ont avec les veines. Ce repli péritonéal, mince et transparent dans sa partie postérieure, est parcouru par un réseau de canaux vides ou plutôt renfermant un liquide incolore peu abondant. J'ai essayé de voir si le sang des veines cardinales sur lesquelles s'étale la base du mésentère pouvait passer dans ces vaisseaux. A diverses reprises, en promenant le doigt d'arrière en avant sur les veines cardinales pleines de sang, j'ai tenté de faire passer ce liquide dans les vaisseaux du mésentère et je n'ai jamais pu y parvenir. Je n'ai pas été plus heureux en tiraillant le mésentère dans différents sens et en plaçant l'animal sur le ventre, de manière à profiter de l'action de la pesanteur pour faire passer le sang dans les réseaux mésentériques. On pourrait objecter que ces vaisseaux peuvent néanmoins communiquer avec les veines cardinales, mais que leur embouchure dans ces dernières est munie de valvules suffisantes, capables d'empêcher le reflux du sang à leur intérieur, mais il est peu probable que des valvules puissent garder leur efficacité devant les tiraillements imprimés aux parties; aussi paraît-il plus naturel de penser que les vaisseaux mésentériques ne communiquent pas directement avec les veines et sont d'une nature particulière. On trouvera du reste plus loin d'autres données plus certaines pour corroborer cette manière de voir, mais je tenais à signaler cette observation au moment même où elle doit être faite, c'est-à-dire avant toute intervention opératoire, afin de permettre à chacun de la répéter.

Pour injecter les lymphatiques on peut employer diverses masses à injection dont il sera question plus loin, mais la meilleure, celle qui donne les résultats les plus satisfaisants et favorise le mieux les recherches histologiques ultérieures, c'est tout simplement la solution aqueuse de bleu de Prusse, que

conseille P. Mayer (88). Cette substance très fortement colorée donne de fort belles injections. Elle est très pénétrante et tient suffisamment dans les vaisseaux qu'elle a remplis, pourvu qu'on la précipite en fixant les pièces dans l'alcool à 70°. S'employant à froid, elle évite les inconvénients des masses à la gélatine, pour lesquelles il faut au préalable réchauffer l'animal, opération toujours délicate quand il s'agit de Poissons.

Une seringue de Pravaz étant remplie de la masse à injection, on pique le mésentère gastrique et on pousse doucement. L'injection remplit les vaisseaux qui y sont contenus et passant par des canaux creusés dans le cordon cœliaque arrive presque instantanément sur l'intestin spiral, sur l'estomac et dans les différents mésos dont elle remplit les lymphatiques. D'un seul coup tout le tractus intestinal est ainsi injecté, et si au début l'injection ne s'étend pas uniformément et manque par places, il est très facile de la faire apparaître en passant simplement le doigt sur la surface des organes, et en le promenant doucement d'avant en arrière. Cela suffit pour faire pénétrer le bleu partout sans causer la moindre rupture, ainsi qu'il est facile de le vérifier plus tard au microscope. L'injection ne passe pas dans les veines. La veine porte reste pleine de sang et ses branches d'origine même les plus grêles, telles que les veines de l'intestin, qu'on peut suivre aisément le long des tours de spire dessinés à sa surface par l'insertion de la valvule spirale, demeurent toujours visibles, remplies par le sang et absolument respectées par le bleu. Pour éviter de piquer les veines qui existent à la base du mésentère gastrique il est bon de pousser l'injection dans le sommet de ce dernier au voisinage du cordon cœliaque.

Il importe de suivre la marche de l'injection et sa distribution dans les organes. On étudiera plus loin la disposition des lymphatiques au sein du mésentère. Il suffit de dire pour le moment qu'après avoir rempli les vaisseaux mésentériques l'injection gagne des canaux creusés dans le cordon cœliaque, et par ces derniers arrive sur le sommet de l'intestin spiral et sur le méso gastro-pylorique, puis sur l'épiploon, d'où elle passe sur la surface de l'estomac. Étudions la distribution des lymphatiques dans les diverses parties du tube digestif.

Œsophage. — L'œsophage, très court, est entouré d'un réseau de lymphatiques très développé. Ceux de son bord dorsal se continuent latéralement avec les plexus de même nature développés sur les faces de l'estomac. Ceux du côté gauche sont plus volumineux et forment de gros troncs, qui suivent le bord antérieur du mésentère gastrique du même côté pour aller se jeter, en avant, dans la veine cardinale correspondante. Ces gros troncs communiquent largement en nombre de points avec le plexus mésentérique, et c'est par leur intermédiaire que ce dernier arrive dans les veines. Les lymphatiques du bord ventral de l'œsophage se prolongent dans la lame péritonéale tendue entre l'œsophage, les oviductes et le pont de substance hépatique dont il a été parlé plus haut. On a vu aussi que cette lame péritonéale se continue au delà de la bande hépatique avec le méso gastro-entéro-hépatique. Les lymphatiques œsophagiens qui s'engagent dans cette lame ne franchissent pas la bande de substance hépatique qui la traverse, mais finissent à son niveau en culs-de-sac, ou par de petits réseaux grêles qui n'offrent jamais de communication avec les lymphatiques situés de l'autre côté de la bande dans le méso gastro-entéro-hépatique. De ces réseaux partent des vaisseaux à trajet récurrent, allant d'arrière en avant, pour gagner les parois de l'œsophage, où ils se confondent avec les lymphatiques œsophagiens. Assez peu développés au moment de la période du repos génital, ces lymphatiques de la lame péritonéale sont au contraire très gros à l'époque de la reproduction et forment des plexus saillants que l'on voit par transparence à travers la paroi du pavillon des oviductes largement ouvert à ce moment.

Les lymphatiques de l'œsophage sont superficiels et restent cantonnés à la tunique péritonéale. Ils ne pénètrent pas dans la muqueuse, qui reste absolument incolore.

Estomac. — L'estomac est couvert lui aussi d'un réseau de lymphatiques, très serré, s'étendant sur toute sa surface. Ce réseau aboutit à une série de troncs, ou plutôt à des plexus principaux, car il n'y a nulle part de troncs isolés sur une certaine longueur et les vaisseaux lymphatiques s'anastomosent toujours fréquemment entre eux. Ces plexus sont, pour la moitié antérieure de l'estomac, les gros vaisseaux que nous

avons signalés ci-dessus le long des parois latérales de l'œsophage. Pour la moitié postérieure ils sont représentés par les vaisseaux placés le long des veines stomacales, et notamment le long de la veine de la petite courbure, qui gagne bientôt le méso gastro-pylorique, et le long des veines de la grande courbure, dont le tronc passe dans l'épiploon gastro-pylorique. Nous reprendrons l'étude du trajet de ces vaisseaux à propos des lymphatiques des lames péritonéales, dans lesquelles ils sont arrivés maintenant. Les lymphatiques de l'estomac sont aussi purement superficiels et ne pénètrent pas dans sa muqueuse.

Tube pylorique. — Cette portion du tractus intestinal est couverte d'un réseau très grêle de lymphatiques qui se continuent avec ceux des replis péritonéaux voisins.

Intestin spiral. — C'est sur ce dernier que la distribution des lymphatiques est le plus compliquée. D'une manière générale, on peut distinguer deux types de réseaux appartenant chacun à une partie distincte de l'intestin. On sait que ce dernier est divisible en deux portions. L'une antérieure ou supérieure, qui se continue avec le tube pylorique, a la forme d'un dôme ou d'une coupole. Elle ne présente pas de valvule et renferme une cavité assez spacieuse, au niveau de laquelle viennent déboucher les conduits pancréatiques et le canal cholédoque. Le pancréas lui est étroitement accolé et se confond pour ainsi dire avec sa paroi, le péritoine intestinal passant directement de l'intestin sur le pancréas qu'il recouvre. Cette portion de l'intestin est communément désignée sous le nom de bourse d'Ente, *bursa Entiana*[1].

La seconde partie de l'intestin est très facile à distinguer par la trace que dessine sur la paroi l'insertion de la valvule spirale. Cette insertion forme une série de tours de spire régulièrement espacés et au nombre de dix à onze environ.

Dans la portion antérieure sans valvule, le réseau lympha-

1. D'après **Redeke** (1900) il n'y a une véritable *bursa Entiana* que chez *Galeus canis*, et la partie de l'intestin que nous venons de décrire, répond simplement à la partie antérieure de l'intestin dépourvue de valvule, car cette dernière, chez beaucoup de Raies et chez la Torpille, commence assez loin dans l'intestin spiral.

tique est formé de vaisseaux volumineux, s'anastomosant de manière à décrire des mailles polygonales larges, irrégulières, dans lesquelles sont inscrites des mailles plus fines. Ce réseau se continue avec un autre, plus lâche, à mailles dirigées longitudinalement, qui s'étend sur le pancréas et gagne par là le méso gastro-entéro-hépatique. **Ch. Robin** a déjà signalé ce développement particulier des réseaux pancréatiques (*loc. cit.*, p. 11). Le passage des réseaux de la bourse d'Ente dans le méso s'effectue aussi bien au niveau de la face ventrale de l'intestin que par la face dorsale, invisible dans la figure 1, et qui reçoit les lymphatiques de la moitié gauche de l'intestin spiral.

Les lymphatiques de la portion inférieure ou valvulée de l'intestin ont un tout autre aspect. Ils forment un réseau beaucoup plus délicat et très serré, dont les mailles sont principalement rectangulaires, les bords inférieurs et supérieurs des quadrilatères dont ils constituent les petits côtés étant formés par des vaisseaux dirigés suivant l'insertion de la valvule spirale, et les grands côtés du rectangle étant constitués par des vaisseaux courant parallèlement à l'axe longitudinal de l'intestin d'un tour de spire à l'autre. Telle est à peu près la disposition générale, telle qu'on peut l'apercevoir à l'œil nu, mais il importe de rappeler que les mailles ne sont jamais rigoureusement quadrilatères, parce que les vaisseaux qui les limitent sont toujours un peu flexueux et ont des trajets plexiformes. Ainsi, le long de la valvule il n'y a pas un seul vaisseau circulaire, suivant la trace de cette dernière sur la paroi, mais bien des tronçons discontinus et reliés entre eux par des anastomoses le plus souvent indirectes, de sorte que, pas plus là qu'ailleurs, il n'y a de troncs lymphatiques distincts et isolés, mais au contraire des plexus.

Le plexus qui recouvre l'intestin valvulé communique largement avec ceux de la *bursa Entiana*, et par leur intermédiaire avec le plexus du méso gastro-entéro-hépatique, mais il a aussi une autre voie d'issue. C'est celle qui lui est fournie par des troncs longitudinaux placés le long des vaisseaux du bord dorsal de l'intestin spiral. En effet, les lymphatiques qui suivent l'insertion valvulaire viennent se jeter dans un petit nombre

de troncs qui accompagnent les vaisseaux dorsaux. Ces troncs, au nombre de trois ou de quatre, ne sont pas isolés les uns des autres, mais fréquemment réunis par des anastomoses transversales. Aussi, l'un d'eux peut-il manquer sur un certain trajet pour reparaître plus haut, sans que pour cela la continuité des voies qu'ils forment soit interrompue. Ces lymphatiques courent le long du bord dorsal de l'intestin spiral. Au delà de ce dernier, ils suivent le ligament gastro-intestinal dont il a été question plus haut (p. 400), et par lui arrivent jusqu'au cordon cœliaque, dans lequel ils passent, et par l'intermédiaire duquel ils gagnent le mésentère gastrique. Arrivés dans ce dernier, ils passent sur sa face droite, où ils se perdent dans le plexus lymphatique que l'on y rencontre. Le ligament gastro-intestinal contribue pour une certaine part à isoler le réseau lymphatique de l'intestin spiral. En effet, sur la portion de cet intestin où ce ligament s'épanouit en passant entre les vaisseaux dorsaux et le plexus de la *bursa Entiana*, il n'y a aucun lymphatique, de sorte que le plexus en question et les lymphatiques qui suivent le bord dorsal de l'intestin sont à ce niveau absolument séparés l'un de l'autre. On peut ainsi attribuer aux lymphatiques du bord dorsal une certaine indépendance, mais il ne faut pas oublier que même dans la partie de leur trajet où ils sont le mieux isolés, ils communiquent toujours les uns avec les autres, formant des troncs parallèles anastomosés, et par suite un plexus, mais jamais un tronc unique volumineux.

Les lymphatiques de l'intestin spiral se continuent sur l'intestin terminal et forment un réseau très riche sur la glande rectale (ce dernier n'a pas été représenté sur la figure). Par l'intermédiaire de ce réseau ils communiquent avec quelques vaisseaux de même nature placés dans le repli mésentérique bas, *r. m.*, situé en arrière du mésentère gastrique. Ce dernier aboutissant au plexus mésentérique, il en résulte que tout le pourtour de la grande ouverture mésentérique signalée page 398, est parcouru par un cercle complet de lymphatiques.

Les lymphatiques intestinaux sont comme ceux des autres parties du tractus digestif purement superficiels; on reviendra plus loin sur ce sujet.

Les replis péritonéaux qui relient les différentes parties du tube digestif renferment aussi des lymphatiques. Ce sont eux qui servent de voies conductrices à ces vaisseaux. De leur disposition dépend le plus ou moins de facilité que l'on a pour aborder les lymphatiques intestinaux autrement que par les injections interstitielles, aussi me paraît-il nécessaire de les étudier avec soin, cela pourra être utile pour la recherche des lymphatiques dans d'autres espèces.

Le méso gastro-pylorique qui renferme la veine de la petite courbure présente un grand nombre de lymphatiques qui forment, dans son épaisseur, des réseaux à mailles allongées d'avant en arrière et placés dans toute son étendue, sans s'astreindre exclusivement à rester autour des vaisseaux sanguins. On a trop souvent insisté sur la disposition de lymphatiques en gaines péri-vasculaires; cette disposition existe, mais en outre, il y a des lymphatiques absolument indépendants des vaisseaux sanguins et qui forment dans l'épaisseur des replis péritonéaux des plexus beaucoup plus riches que s'ils se localisaient autour des vaisseaux sanguins. Les réseaux représentés figure 1, dans le méso gastro-entéro-hépatique, peuvent donner une idée de leur disposition, bien que, pour la clarté du dessin, on ait réduit considérablement leur nombre. La forme des mailles qu'ils décrivent dans l'épaisseur des mésos est naturellement très différente suivant que les replis qui les contiennent sont étalés ou ramassés sur eux-mêmes ou tiraillés dans divers sens, mais leur disposition fondamentale reste toujours la même; ils forment toujours des réseaux fermés dans lesquels on ne peut pas distinguer de troncs principaux collecteurs.

Le méso gastro-entéro-hépatique est particulièrement riche en lymphatiques. Ces derniers y forment non seulement de gros plexus comme ceux qui sont représentés en 1, mais encore des réseaux très fins qui s'accolent à la veine porte et au canal cholédoque, et constituent autour d'eux une gaine lymphatique très délicate. Ce méso est la voie par laquelle les lymphatiques se répandent jusque sur la vésicule biliaire sur laquelle ils forment un réseau très élégant. Mais si l'on tient compte de la marche de la lymphe, il est plus exact de dire que ces vaisseaux

naissent au niveau de l'extrémité antérieure du méso, soit sur la vésicule biliaire, soit sur les conduits hépatiques, soit sur la face profonde du péritoine pour venir se rendre, par le cordon cœliaque, dans le plexus mésentérique.

Le cordon cœliaque renferme tout un faisceau de lymphatiques communiquant entre eux et provenant de diverses sources : intestin spiral, estomac, voies biliaires, par l'intermédiaire des mésos dont il a été question. Il porte ces vaisseaux dans la partie droite du plexus mésentérique où ils se perdent. La partie gauche du même plexus reçoit principalement les lymphatiques volumineux de la partie antérieure de l'estomac (voir p. 403).

En résumé, tous les lymphatiques du tube digestif aboutissent au plexus mésentérique; la plupart dans sa moitié droite et par l'intermédiaire du cordon cœliaque, les autres dans sa moitié gauche et par sa partie antérieure. Voyons maintenant quelle est la constitution du plexus mésentérique.

Lorsqu'on injecte le bleu de Prusse dans le plexus, on en dessine très aisément les vaisseaux, mais si l'on veut ensuite disséquer le mésentère — il n'y a guère d'autre moyen d'étude parce qu'il est beaucoup trop épais pour être observé histologiquement, — les vaisseaux injectés étant trop volumineux pour conserver la masse liquide qu'ils ont renfermée à un moment donné, se vident dès que l'on pique l'un d'eux ou l'un de ses voisins. Pour suivre ces vaisseaux, il faut les remplir d'une masse solidifiable qui garde leur forme et ne s'écoule pas pendant la dissection. Comme il ne s'agit pour le moment que d'anatomie macroscopique, on peut employer à cet effet une masse consistant dans du plâtre très fin, gâché très clair avec de l'eau additionnée de bleu de Prusse qui lui donne une belle teinte bleue. Le plâtre, déjà employé par **T.-J. Parker** (86), dans ses belles recherches sur le système vasculaire des Plagiostomes, forme une masse très pénétrante pourvu qu'il soit assez liquide. On peut l'injecter avec une aiguille moyenne de seringue de Pravaz. Il passe dans la majorité des lymphatiques superficiels et donne naissance à des figures très comparables à celles que l'on obtient avec le bleu

liquide, aussi je recommanderai ce mode d'injection pour les préparations macroscopiques, et il est excellent pour obtenir des pièces d'ensemble que l'on peut conserver ensuite dans le formol à 10 p. 100. Le seul inconvénient de cette méthode (utilisable au point de vue macroscopique seulement s'entend), c'est qu'il faut aller très vite, parce que le plâtre se prend bientôt dans l'aiguille de la seringue et arrête la masse à injection, mais avec un peu d'habitude on arrive facilement à faire, par ce procédé, une injection totale des lymphatiques du tube digestif.

Lorsqu'on injecte du plâtre dans le plexus mésentérique on voit que certains de ses vaisseaux sont accolés au péritoine et s'en vont avec lui lorsqu'on le dissèque, les autres restent plongés dans l'épaisseur du tissu connectif compris entre les deux lames péritonéales qui limitent latéralement le mésentère. Il va sans dire que tous ces vaisseaux communiquent entre eux, et que ceux qui accompagnent le péritoine disséqué sont fréquemment reliés à ceux placés dans le tissu conjonctif, mais comme ils sont plus adhérents au péritoine qu'à la masse centrale ils abandonnent aisément celle-ci moyennant quelques coups de ciseaux.

Les parois ventrales des veines cardinales en rapport avec le plexus mésentérique sont recouvertes par un lacis de lymphatiques qui s'entre-croisent sur elles dans tous les sens et se continuent également avec les vaisseaux du même ordre contenus dans l'épaisseur du mésentère. En un mot le plexus mésentérique est formé par un grand nombre de vaisseaux communiquant tous entre eux et qui s'ordonnent en couches distinctes sur toutes les parois du mésentère gastrique, c'est-à-dire contre le péritoine à droite et à gauche, et, du côté dorsal, contre les parois veineuses qui occupent la base du mésentère.

Cette disposition diffère un peu, on le voit, de celle décrite par **Ch. Robin** (67), qui admettait la présence de réservoirs du chyle, au sein du mésentère. Je n'ai pas vu ces réservoirs, mais seulement des plexus vasculaires très riches, disposition qui paraît du reste avoir été entrevue par **Meckel** (37) chez les Raies. « Chez les Raies, ces sacs (les réservoirs) se trouvent indiqués par plusieurs vaisseaux volumineux, flexueux, anasto-

Décembre 1902.

mosés les uns avec les autres, vaisseaux qui sont entre-croisés de manière à former des réseaux » (p. 278).

Lorsqu'on injecte du plâtre dans le plexus mésentérique la masse à injection ne passe pas immédiatement dans les veines cardinales, il peut même arriver que le tube digestif tout entier soit parfaitement injecté sans que rien ait passé dans ces veines. Pour les atteindre il faut injecter dans le plexus une assez grande quantité de masse, afin de le remplir exactement et d'arriver jusqu'à sa partie antérieure, là où il communique avec les gros lymphatiques de l'œsophage et de l'estomac. Dès que la masse à injection arrive dans ces vaisseaux on ne tarde pas à la voir envahir les veines cardinales. Cela indique que l'embouchure du système lymphatique dans les veines est située tout à fait en avant et que les vaisseaux contenus dans la partie postérieure du mésentère gastrique ne communiquent pas directement avec les veines placées immédiatement au-dessus d'eux, du côté dorsal.

Pour étudier le plexus mésentérique j'ai aussi employé le vieux procédé classique de l'injection au mercure qui n'est pas certes sans inconvénients, mais qui, limité à l'étude de cette partie des voies lymphatiques dont les vaisseaux sont moins fins et moins délicats que partout ailleurs, est d'autant plus justifié qu'il donne de fort belles préparations macroscopiques. Inutile d'ajouter qu'il ne faut y recourir qu'après s'être bien, au préalable, pénétré de la forme du plexus à l'aide d'autres méthodes, afin de ne pas prendre les « artefacts » dus au mercure pour des dispositions réelles. Mais sous ces conditions l'injection au mercure est très utile et complète heureusement les notions fournies par les injections faites avec d'autres masses. Le manuel opératoire est très simple. On fixe un tuyau de caoutchouc de petit diamètre sur le tube d'un petit entonnoir de verre, on attache au bout du caoutchouc une aiguille de Pravaz, on verse un peu de mercure dans l'entonnoir et tout est prêt. Le cours du mercure étant interrompu par un procédé quelconque, et même simplement par pression du tube entre les doigts de l'opérateur, on pique le mésentère. Un aide élève un peu l'entonnoir au-dessus de la surface piquée (10 centimètres au maximum), et, dès que le libre cours est donné au métal, on voit l'injection

s'effectuer. Le plexus mésentérique se remplit d'abord, puis les réseaux stomacaux antérieurs, et alors, tout d'un coup, on voit passer le mercure dans les veines cardinales où il progresse avec rapidité, et les communications de ces veines entre elles sur la ligne médiane, apparaissent avec une vigueur et une netteté que les autres procédés ne donnent pas. Du même coup s'injectent les réseaux des divers mésos, ceux qui accompagnent les vaisseaux dorsaux de l'intestin, etc., mais nous ne les suivrons pas, le procédé employé est trop brutal lorsqu'il s'agit de conduits aussi délicats et il serait aussi mauvais de recourir à lui pour l'étude de ces vaisseaux qu'il a été bon de le faire pour celle des conduits volumineux du plexus mésentérique.

Il n'est pas besoin de justifier l'emploi des méthodes d'injection avec les masses dont il vient d'être parlé (au plâtre et au mercure). Dans une question comme celle qui est traitée ici, où les connexions des vaisseaux entre eux et avec les vaisseaux sanguins priment tout, il faut, pour être bien certain des résultats, recourir à toutes les méthodes capables de bien montrer ces connexions. Les deux procédés indiqués ci-dessus concourent à ce but, nous devions donc nous adresser à eux.

Avec l'étude du plexus mésentérique se termine la description macroscopique des lymphatiques du tube digestif; avant de donner leur description histologique il est bon de dire quelques mots de la forme macroscopique des réseaux sanguins de la surface intestinale. Cela permettra de comparer la distribution des deux ordres de vaisseaux tant sanguins que lymphatiques, et cette comparaison montrera déjà à l'œil nu une différence importante entre ces réseaux, différence permettant d'entrevoir dès ce moment leur indépendance et leur individualité que l'examen histologique nous révélera d'une façon complète. Les réseaux sanguins qu'il faut injecter pour cela sont ceux de la veine porte et de ses branches d'origine, les seuls avec lesquels les lymphatiques puissent communiquer d'après les données de **P. Mayer** et de **Neuville**. Il est facile de les injecter au bleu soluble en poussant l'injection par le tronc de la veine porte. Mais dans ce cas la masse, très pénétrante, passe des veines dans les capillaires qu'elle remplit, et, à cause du grand nombre

de ces derniers, la paroi du tube digestif devient si intensément colorée que les réseaux formés par les premières racines de la veine, — réseaux qui, vu leurs dimensions, peuvent seuls être comparés à ceux des lymphatiques, les capillaires sanguins étant infiniment plus petits, — ne se distinguent pas aisément sur le fond trop coloré. Mais on évite cet inconvénient si l'on emploie la masse au plâtre. Cette dernière, moins pénétrante que le bleu, s'arrête aux capillaires et permet d'isoler en quelque sorte le réseau formé par les origines des veines que l'on distingue alors aisément sur le fond blanchâtre des tuniques intestinales.

Les veines intestinales qui vont former l'une des branches de la veine porte ont une disposition qui contraste vivement avec celle des lymphatiques. Tandis que ces derniers formaient un plexus sans conduits principaux, les veines montrent au contraire divers troncs bien nets qui sont tout d'abord une veine dorsale suivant le bord correspondant de l'intestin et une veine ventrale qui descend sur le bord opposé en empiétant un peu sur la face gauche de l'organe; ces deux veines se poursuivent sur toute la longueur de l'intestin. Au niveau du premier tour de spire chacune d'elles émet des branches horizontales qui suivent la spire et se continuent les unes avec les autres, de manière à former un cercle veineux plus ou moins complet. De ce cercle partent sur les faces droite et gauche de l'intestin, des veines qui se dirigent d'avant en arrière jusque vers la terminaison de cet organe. Ces dernières aussi bien que les veines dorsale et ventrale dont il a été question, émettent au niveau de chaque tour de spire des branches horizontales qui s'anastomosent pour former un cercle veineux le long de chaque tour. Mais en se dirigeant d'avant en arrière elles ne sont pas absolument rectilignes, en effet elles passent verticalement ou obliquement d'un cercle veineux au suivant, puis arrivées sur ce cercle, au lieu de continuer leur trajet dans la même direction, elles se confondent pour un certain temps avec lui pour reprendre leur direction primitive un peu plus loin, décrivant ainsi un trajet scalariforme. L'ensemble des vaisseaux longitudinaux et des cercles veineux forme à la surface de l'intestin spiral un dessin très

régulier fort différent de celui qu'offrent les lymphatiques. C'est sur ce dessin fondamental que se placent les réseaux veineux ultimes, branches d'origines de la veine porte. Ces réseaux formés par de petites veinules qui s'élèvent perpendiculairement sur les cercles veineux ont une forme quadrilatère qui s'explique par la régularité de la direction des troncs dont ils dépendent, lesquels, constitués par les veines longitudinales et les cercles veineux, sont toujours perpendiculaires entre eux. Mais ces réseaux terminaux sont bien différents de ceux que dessinent les lymphatiques, parce qu'ils ne communiquent pas tous entre eux également dans tous les sens, et qu'ils sont manifestement formés par l'épuisement de troncs subissant une ramification régulière et successive. Au lieu de consister en vaisseaux de même grosseur, parmi lesquels on ne peut distinguer ni branches principales, ni rameaux secondaires, comme c'est le cas pour les lymphatiques, les réseaux veineux montrent toujours le mode de ramification ordinaire des vaisseaux sanguins qui vont en diminuant graduellement de volume au fur et à mesure qu'ils émettent des branches et qu'ils s'éloignent de leur tronc d'origine. La forme du réseau lymphatique est, on s'en souvient, absolument différente. Nulle part on ne peut y voir de tronc collecteur, nulle part on n'y voit un vaisseau s'épuiser peu à peu en rameaux de plus en plus fins, mais partout au contraire on y rencontre des vaisseaux de même diamètre formant un plexus parfaitement continu et homogène. Et si l'on peut distinguer quelques voies d'arrivée ou d'issue pour ce plexus, comme par exemple les lymphatiques dorsaux de l'intestin, ces voies sont elles-mêmes multiples et formées de troncs anastomosés, plexiformes en un mot, jamais uniques ou formées de troncs parallèles, comme c'est le cas pour les vaisseaux sanguins.

J'insiste sur cette forme en plexus des lymphatiques de l'intestin spiral si différente de la forme des réseaux veineux au même niveau. Elle est du reste très répandue dans tout le système lymphatique et peut être considérée comme le caractérisant. On la retrouve même chez les Mammifères où les gros troncs lymphatiques s'anastomosent entre eux jusqu'au voisinage de leur terminaison dans la citerne de Pecquet, et où le

canal thoracique lui-même, au lieu d'être unique, peut offrir une disposition plexiforme (Kanguroo).

Ce mode de distribution des lymphatiques est au contraire inconnu dans le système sanguin dont les gros troncs sont toujours uniques, sur une certaine longueur tout au moins, et dans lequel des anastomoses entre vaisseaux de territoires voisins, toujours moins nombreuses du reste que dans le système lymphatique, ne s'observent qu'à la périphérie.

Ces deux formes distinctes des réseaux sanguins et lymphatiques sont en rapport avec la nature de ces vaisseaux. Les veines, pour se constituer, suivent à peu près une marche inverse de celle que l'artère correspondante a suivie pour se diviser, et le réseau des capillaires intermédiaires entre elles a d'habitude un pôle artériel et un pôle veineux. Les lymphatiques au contraire qui naissent sur place et ne sont la continuation d'aucun système doivent employer un autre mode de ramification et les réseaux qu'ils forment ne sont pas polarisés comme le sont ceux des capillaires par la direction même du sang à leur intérieur, mais bien réguliers, homogènes et diffus.

Il était bon d'indiquer dès maintenant ces formes particulières des réseaux sanguins et lymphatiques qui sont parfaitement visibles à l'œil nu. On verra plus loin que cette différence entre ces réseaux se poursuit lorsqu'on les étudie histologiquement et permet de les séparer nettement les uns des autres.

III

L'étude histologique est indispensable pour prendre une connaissance complète du réseau lymphatique et pour bien s'assurer de son indépendance absolue vis-à-vis des vaisseaux sanguins qui permet seule d'affirmer sa nature lymphatique. Pour cela il faut recourir à des préparations prises sur des organes dont les lymphatiques ont été préalablement injectés, seul moyen de mettre en évidence ces vaisseaux qui sans cela ne se laissent pas distinguer avec certitude. Je dirai donc encore quelques mots à propos des injections avant de passer aux préparations proprement dites.

Injections. — Toutes les injections destinées à l'étude histologique des lymphatiques ont été faites avec le bleu de Prusse simplement dissous dans l'eau.

J'ai injecté plusieurs fois en même temps que les lymphatiques les veines intestinales, en me servant d'une solution de nitrate d'argent dans l'eau distillée à 1 pour 300. Une canule est placée dans le tronc de la veine porte, on lie sur elle en même temps que la veine le méso gastro-entéro-hépatique tout entier, et dès que l'on a injecté les lymphatiques en bleu, on fait passer le courant de nitrate d'argent en se servant d'un appareil à pression continue, qui indique en même temps la pression obtenue pendant tout le cours de l'injection. Je me suis servi d'une pression faible, deux centimètres de mercure. Bien que cette pression soit assurément plus forte que celle qui y règne d'habitude, elle n'entraîne jamais de rupture, ainsi que je m'en suis assuré.

Préparations de la paroi intestinale montées à plat. — Pour faire ces préparations, indispensables à l'étude de la forme des réseaux sanguins ou lymphatiques et de leurs connexions, on emploie des pièces injectées soit simplement au bleu (lymphatiques seuls), soit au bleu et au nitrate d'argent (lymphatiques et vaisseaux sanguins), que l'on porte immédiatement après l'injection dans l'alcool à 70°, puis à 80°. Si l'on veut garder l'intestin seulement, il suffit de lier fortement le tube pylorique d'une part et le rectum de l'autre et de détacher l'intestin fermé entre ces deux ligatures, le bleu des lymphatiques ne s'écoule pas. Pour obtenir des préparations plus belles, il est bon avant de détacher l'intestin de le remplir d'alcool à 80°. Ce dernier, maintenu entre les deux ligatures, distend l'intestin dont la surface ne se ride pas, et les plexus superficiels bien étalés sont plus faciles à étudier. Après un séjour de vingt-quatre à quarante-huit heures dans l'alcool à 80° on peut faire des préparations des tuniques intestinales qui montrent admirablement les différents vaisseaux. En effet les lymphatiques ont une belle teinte bleue, et le nitrate d'argent donne aux vaisseaux qu'il a parcourus une teinte brunâtre assez marquée pour remplacer la couleur que donnent d'habitude les masses à injection.

Cette teinte, assez fidèlement reproduite dans diverses figures, n'empêche pas de voir çà et là l'endothélium de ces vaisseaux imprégné. Les parois du tube digestif peuvent être examinées intactes, avec toute leur épaisseur, après qu'on les a déshydratées par les alcools successifs, éclaircies par l'essence de girofle et montées dans le baume. C'est facile surtout pour l'intestin spiral dont la paroi n'est pas très épaisse, et qui donne de très bonnes préparations si l'on a soin de couper la valvule spirale au ras de son insertion. Dans de telles préparations on peut suivre les différents vaisseaux sur une grande étendue, voir leurs connexions avec les troncs déjà visibles sans grossissement et établir ainsi une continuité parfaite entre les observations microscopiques et celles qu'on a pu faire à l'œil nu. Dans une question de la nature de celle-ci, c'est un point de la plus haute importance, parce qu'il permet de rapporter les parties observées à leurs connexions naturelles.

Bien qu'épaisses, ces préparations sont faciles à étudier avec des objectifs moyens, tels que le n° 4 de Stiassnie, qui permettent de suivre les plus fins capillaires sanguins que l'on puisse observer chez ces animaux. On est donc sûr de ne laisser échapper aucun rameau lymphatique, puisque ces derniers sont toujours plus volumineux que les capillaires sanguins.

Coupes. — Pour préciser la situation des vaisseaux des divers ordres, j'ai fait des coupes minces de l'intestin après la double injection des veines au nitrate d'argent et des lymphatiques au bleu. Comme je désirais faire des coupes après inclusion dans la paraffine, j'ai dû fixer aussi bien que possible l'intestin ainsi injecté avant de l'inclure. Il fallait pour cela un réactif ne donnant pas de précipité avec le nitrate d'argent; l'acide chromique et ses composés étaient à rejeter, de même que le sublimé. Je me suis servi avec beaucoup de succès du formol picrique de **Bouin**. La double injection finie, l'intestin spiral tendu par une certaine quantité du réactif maintenue entre deux ligatures était plongé dans une grande quantité du fixateur, puis après fixation, lavé dans l'alcool à 70°, passé dans des alcools plus forts et enfin inclus dans la paraffine après imbibition par le chloroforme. Les coupes faites perpendiculaire-

ment à la valvule spirale, c'est-à-dire parallèlement à l'axe de l'intestin, comprenaient à la fois la valvule et la paroi de l'intestin. Elles ont été colorées par divers réactifs. Le picro-carmin, à cause de la teinte rose qu'il donne, facilite beaucoup la recherche sur les coupes des fins lymphatiques injectés en bleu.

Nous étudierons d'abord des réseaux lymphatiques injectés seuls et vus dans des préparations des parois intestinales examinées à plat. La figure 7 montre le plexus lymphatique de l'intestin spiral. On voit qu'il s'agit d'un lacis de vaisseaux recouvrant la surface de l'intestin en dessous du péritoine. Ces vaisseaux ne sont pas tous dans un même plan. Les uns sont plus profonds, les autres plus superficiels, la plupart du reste appartiennent à cette dernière catégorie (la préparation est vue par sa face péritonéale). Partout les vaisseaux forment des mailles fermées, et les quelques points qui semblent faire exception à cette règle peuvent s'interpréter soit comme des vaisseaux incomplètement remplis par l'injection, soit comme des branches pénétrantes allant vers la base de la valvule spirale et qui ont été coupées en même temps que cette dernière. Parfois on observe de petites dilatations ampullaires sur la paroi externe de quelques mailles, mais cette disposition est assez rare. Les vaisseaux qui constituent ces réseaux sont cylindriques ou à peine renflés à leur centre entre deux anastomoses, jamais ils ne prennent un aspect moniliforme ou noueux aussi marqué que Sappey l'a indiqué (pl. VI, fig. 5). Malgré cela ils se distinguent aisément des capillaires sanguins, d'abord par leur taille qui est beaucoup plus considérable (les plus fins d'entre eux mesurent en moyenne 50 μ, tandis que les capillaires n'en ont guère que 20), puis par leur mode de distribution. En effet, là où les capillaires sanguins forment un réseau, ce dernier est constitué par des vaisseaux de même calibre dessinant des mailles de formes variables suivant les organes, qu'elles peuvent presque suffire à caractériser, mais les cordons qui limitent ces mailles sont tous à peu près de la même grosseur, et d'un calibre régulier; çà et là on voit naître des troncs plus volumineux qui sont l'origine des veines et qui se dégagent

rapidement du réseau capillaire. La figure 4 montre un de ces réseaux et éclaire suffisamment la description ci-dessus pour qu'il soit inutile d'insister.

Dans le réseau lymphatique rien de semblable. D'abord les vaisseaux sont plus volumineux, puis ils ont des dimensions très variables dans les différents points du réseau, sans qu'on puisse y voir une gradation régulière dans un sens ou dans un autre, comme s'il s'agissait de branches se ramifiant et se réunissant à nouveau, mais ils sont disposés au contraire de telle façon qu'une maille limitée sur la plus grande partie de son étendue par des vaisseaux larges est fermée par un vaisseau étroit, et les vaisseaux de calibres divers s'entremêlent sans aucun ordre et sans aucune régularité.

C'est là un caractère extrêmement important des lymphatiques et que l'on vérifie sur tous ceux du tube digestif des Torpilles. Il convient d'y insister, car il est en rapport avec la nature même de ces vaisseaux. Comme on l'a déjà fait remarquer plus haut (p. 414), les réseaux capillaires sanguins sont polarisés, c'est-à-dire ordonnés par rapport à une voie d'arrivée et à une voie de départ, et bien que les communications anastomotiques innombrables qui s'établissent entre les artères, puis les artérioles à mesure que l'on s'avance vers la périphérie, semblent donner un démenti à cette affirmation, elle est vraie cependant et dans les capillaires sanguins, malgré les anastomoses qui les relient entre eux sur de grandes étendues, il y a des directions dominantes du sang dans certains sens, de sorte que la polarisation dont il a été parlé existe bien, et du reste elle se traduit souvent par une forme extérieure très nette, lorsqu'on suit le passage d'une artériole à une veinule.

Dans les réseaux lymphatiques on n'observe jamais de branchements, de troncs principaux, mais partout un lacis continu, diffus, sans orientation nette, où tout communique sans qu'il y ait de voies distinctes de cheminement dans un sens plutôt que dans l'autre et où les communications s'établissent aussi bien à l'aide de gros qu'à l'aide de petits vaisseaux. On pourrait objecter qu'il y a cependant des voies

efférentes spéciales et que je les ai précisément indiquées plus haut (lymphatiques dorsaux de l'intestin d'une part et plexus de la *bursa Entiana* d'autre part), mais ces voies ne sont pas simples, et de plus, dès qu'on aborde le réseau lymphatique il est impossible d'y suivre leurs origines premières. Tout communique aussi largement dans un sens que dans l'autre, et il n'y a qu'un lacis de canaux dans lesquels le cours de la lymphe peut suivre des directions différentes à divers moments, suivant que l'un ou l'autre des plexus efférents offrira une pression moindre ou plus forte. Ainsi la lymphe contenue dans les plexus intestinaux peut être emportée tantôt par les lymphatiques dorsaux, tantôt au contraire uniquement par les plexus qui recouvrent la *bursa Entiana*, et dans chacun de ces cas la marche de ce liquide sera inverse dans les lymphatiques qui suivent l'insertion de la valvule spirale.

Si les réseaux lymphatiques n'ont pas une forme déterminée par le branchement d'un tronc unique efférent, cela ne veut pas dire qu'ils n'aient point de forme particulière selon les organes auxquels ils appartiennent. Ils sont au contraire différents suivant qu'ils sont placés sur l'estomac, sur le tube pylorique et sur l'intestin. **Ch. Robin** (p. 6, 11) avait déjà décrit ces différences, je n'y insisterai pas, et je me contenterai de faire voir par l'exemple des réseaux de l'intestin spiral que leur forme est liée jusqu'à un certain point à la structure des organes auxquels ils appartiennent. Sur l'intestin spiral ces vaisseaux reflètent quelque chose de la présence de la valvule spirale. En effet ils sont plus ou moins accolés aux vaisseaux des tours de spire et leur forme extérieure, visible à l'œil nu, s'en ressent (voir p. 405). Lorsqu'on les étudie à l'aide du microscope, les mailles sont beaucoup plus serrées et moins régulières, comme le montre la figure 7. Toutefois on distingue sur celle-ci une zone particulière *z. z.*, dans laquelle toutes les mailles sont allongées dans le même sens et dirigées parallèlement les unes aux autres. Cette zone répond à la ligne spirale et elle est formée par les lymphatiques satellites des vaisseaux sanguins qui suivent cette dernière. On voit aisément par cette figure, dans laquelle pour plus de clarté la veine n'a pas été repré-

sentée, combien la disposition des lymphatiques autour des vaisseaux sanguins est compliquée et combien il serait peu exact de dire simplement qu'ils forment à ces derniers des gaines. En réalité ils constituent autour d'eux un plexus plus serré qu'ailleurs, mais largement continu de tous les côtés avec les lymphatiques sis en dehors des vaisseaux sanguins.

Sur les préparations des tuniques intestinales montées à plat et examinées de face on voit déjà que les lymphatiques ne sont pas tous dans un même plan, mais il est impossible de préciser leur situation réciproque et leurs rapports avec les différentes tuniques entrant dans la constitution de la paroi intestinale. Il faut pour cela recourir aux coupes (pour la technique, voir p. 416).

La figure 2 représente une coupe longitudinale rencontrant perpendiculairement la valvule spirale dont la base et une faible partie de la lame, seulement, ont été représentées. On distingue d'abord le péritoine *p* qui est doublé par une très mince couche de fibres musculaires lisses, longitudinales. Cette couche musculaire n'est pas partout continue et peut manquer par places; il n'y a pas lieu de la rapporter à la tunique musculaire de l'intestin, et elle répond simplement à un plan musculaire contenu dans le tissu conjonctif du péritoine. Il est très fréquent de voir en effet chez les Poissons des lames uniquement conjonctives chez les Mammifères, pourvues de fibres musculaires lisses plus ou moins développées. En dedans du péritoine ainsi constitué il existe une couche assez épaisse de tissu conjonctif dans laquelle prennent place les lymphatiques superficiels, *l. s.*, coupés sous diverses incidences et par suite offrant des sections de formes variables. Dans le tissu interposé aux lymphatiques on observe de gros faisceaux connectifs coupés en travers *f. c.*, d'autant plus visibles dans les préparations qu'après la fixation au liquide de Bouin ils se colorent fortement en rouge par le picro-carmin.

En dedans de la couche conjonctive se trouve la couche des muscles longitudinaux, qui est assez épaisse, également bien développée sur toute la surface de l'intestin, et qui établit la limite entre les lymphatiques superficiels et les profonds. Les fibres lisses longitudinales qui forment cette couche sont

croisées en dehors par quelques faisceaux grêles de fibres musculaires lisses annulaires dispersés çà et là. Ces derniers, peu développés, sont si étroitement accolés à la couche des fibres longitudinales qu'il paraît inutile de les en séparer dans la description.

Au-dessus de la couche musculaire longitudinale (en réalité en dedans par rapport à elle) existe une nouvelle couche connective, peu développée entre les tours de spire, très forte au contraire au niveau de l'insertion de la valvule spirale, et qui sépare les muscles longitudinaux de la couche des muscles transversaux ou annulaires. Ces derniers, groupés par petits faisceaux distincts, circulaires ou ovales sur les coupes, suivent assez exactement la muqueuse qu'ils accompagnent dans les grands plissements qu'elle subit, par exemple au niveau de la valvule spirale. Il en résulte qu'à la base de cette dernière les couches musculaires longitudinale et annulaire sont fortement écartées l'une de l'autre et laissent entre elles un espace triangulaire rempli de tissu conjonctif dans lequel prennent place de nombreux vaisseaux, sanguins et lymphatiques. Les muscles annulaires se poursuivent dans la lame conjonctive qui forme la charpente de la valvule sur toute l'étendue de cette dernière.

Tout ce qui est situé en dedans de la couche des muscles annulaires, c'est-à-dire tout ce qui existe entre elle et la lumière intestinale représente la tunique muqueuse. Celle-ci n'est pas lisse sur sa surface libre mais présente une série de lames minces ou de plis, *plis muqueux*, qui forment des dessins variés suivant les espèces et dont la disposition élégante a été signalée par divers auteurs (voir Oppel, 97). Dans la muqueuse on trouve en allant de dehors en dedans les couches suivantes : couche connective, *muscularis mucosæ*, couche adénoïde, membrane basale, et enfin couche épithéliale. La couche connective, passant entre les divers faisceaux des muscles annulaires, se continue avec celle qui occupe la base et l'axe de la valvule spirale. Elle est formée d'un tissu délicat, traversée çà et là par de gros faisceaux connectifs analogues à ceux que nous avons déjà signalés ailleurs dans le tissu conjonctif sous-péritonéal. Plus ou moins mélangée avec elle se rencontre la *muscularis*

mucosæ comprenant des fibres longitudinales et des fibres annulaires. Ces dernières sont groupées en petits faisceaux minces, difficiles à voir sur les coupes longitudinales qui les rencontrent transversalement. La *muscularis mucosæ* existe aussi bien sur la valvule que sur la paroi intestinale proprement dite, elle suit partout la muqueuse. En dedans d'elle existe la couche adénoïde déjà indiquée ci-dessus. C'est une couche assez mince formée par du tissu réticulé renfermant de nombreux leucocytes et qui s'étend sur toute la surface de la muqueuse jusqu'au bord libre de la valvule spirale, où elle présente quelquefois une épaisseur plus considérable. Cette couche, dont l'existence a été signalée depuis longtemps déjà, est limitée en dehors par une membrane basale anhiste épaisse, qui se colore énergiquement par les réactifs et qui souligne nettement, à cause de son épaisseur et de sa coloration, l'épithélium sus-jacent. Les plis qui s'élèvent sur la muqueuse ont une constitution un peu différente suivant qu'ils sont plus ou moins développés; les plus volumineux sont formés par un relèvement de la muqueuse comprenant la plupart des parties qui entrent dans la constitution de cette dernière, c'est-à-dire la basale, le tissu adénoïde et des fibres lisses de la musculaire; les plus petits sont formés simplement par un repli de la basale dans l'épaisseur duquel il peut exister un peu de tissu adénoïde, mais pas de fibres lisses.

L'épithélium est formé de cellules cylindriques hautes.

Les deux sortes de vaisseaux, sanguins et lymphatiques, se reconnaissent aisément : les lymphatiques par leur contenu bleu, les veines par leur contour noirci sous l'influence du nitrate d'argent. Dans la coupe on peut voir une artère, placée à la base de la valvule et accompagnée par une veine. Tout autour de ces deux vaisseaux existent de nombreux lymphatiques colorés en bleu, et des veines. Ces veines sont parfois très nombreuses. Lorsqu'on suit la valvule spirale sur toute son étendue, on les voit s'engager dans la lame connective qui en forme la charpente et se prolonger sur toute sa largeur, soit en restant volumineuses et à l'état de veines, soit en devenant plus étroites et en formant ainsi des capillaires qu'on peut suivre jusque dans

l'épaisseur des plis muqueux. Ces vaisseaux n'ont pas toujours sur les coupes un contour arrondi, mais offrent au contraire un bord festonné ou lobé, avec des saillies et des dépressions plus ou moins marquées, comme on le voit dans certaines veines de la figure 2. Cette disposition n'est pas normale, elle résulte de l'affaissement que subissent toujours pendant l'inclusion les vaisseaux dont les parois ne sont pas soutenues par un contenu solide. Il en résulte que ces vaisseaux prennent l'aspect de lacunes irrégulières et que le tissu conjonctif qui les renferme semble caverneux dans les points où ils sont abondamment développés. Mais c'est là une apparence trompeuse, et lorsqu'on examine les veines dans une portion de paroi intestinale injectée et montée à plat sans inclusion et sans coupe, on les voit toujours régulièrement cylindriques et d'un calibre égal comme le montrent les figures 4, 5 et 6 où des veines sont représentées. Cet aspect lacunaire est dû non seulement à l'affaissement des vaisseaux, mais aussi à ce que les coupes rencontrent les veines sous diverses incidences ou au niveau de leurs branchements et donnent par suite des figures de lumières vasculaires très irrégulières. Il importe d'insister là-dessus parce que l'on a décrit récemment des lacunes veineuses dans la sous-muqueuse de l'intestin des Sélaciens et des Cyclostomes. **H. Neuville** a donné des microphotographies des coupes de l'intestin où l'on voit de grandes lacunes (pl. I, fig. 4) que l'auteur interprète comme veineuses. Comme les préparations qui les présentent ont été obtenues à l'aide d'injections interstitielles, ces figures ne prouvent pas grand'chose, et je crois que l'on peut voir dans les lacunes qu'elles montrent, soit des dilatations forcées des veines, soit des espaces artificiellement créés dans le tissu conjonctif, et très probablement les deux choses à la fois.

On verra plus loin sur des dessins représentant les artères en continuité avec les veines par l'intermédiaire d'un réseau capillaire, qu'il n'y a place nulle part dans le cycle des vaisseaux sanguins pour des lacunes veineuses que l'observation directe ne montre jamais non plus sur des pièces injectées convenablement. A propos des discussions générales je reviendrai sur les injections interstitielles, pour montrer leur danger dans des

recherches de cet ordre; on pourra alors juger plus complètement de la question des prétendues lacunes veineuses au sein des tuniques intestinales.

Quelle est, d'après ces coupes, l'extension des lymphatiques? On ne les voit jamais pénétrer plus loin que la base de la valvule spirale. Ils forment dans le prisme triangulaire de tissu connectif situé à la base de cette dernière des plexus assez développés, mais ils ne dépassent guère le sommet de ce triangle et ne s'aventurent que sur une étendue très minime dans la lame connective qui forme l'axe de la valvule. Déjà les lymphatiques situés au sommet du triangle sont beaucoup plus petits que ceux de la base, et ceux de la valvule elle-même ou mieux de son bord externe seulement, sont excessivement grêles, ce qui indique leur épuisement prochain. On pourrait objecter que si on n'observe pas de lymphatiques au delà du bord externe de la valvule spirale c'est que l'injection n'a pas été suffisamment pénétrante. Il est difficile d'affirmer le contraire et d'assurer que les derniers lymphatiques aperçus sont aussi les derniers du système; cependant il faut observer que dans la pièce qui a servi à faire les coupes on a favorisé la pénétration de l'injection autant que possible en passant le doigt sur elle, et qu'on a choisi pour les couper les points qui paraissaient les mieux injectés. Mais tout cela ne pourrait suffire à assurer que l'on a bien sous les yeux la terminaison du système lymphatique, si la diminution considérable du calibre de ces vaisseaux ne venait parler en faveur de cette manière de voir. On verra plus loin que là où les lymphatiques vont cesser d'exister ils se terminent par des conduits très fins, d'un calibre beaucoup plus faible que d'ordinaire, anastomosés eux aussi en réseaux. Aussi peut-on considérer les lymphatiques grêles que l'on trouve sur le bord externe de la valvule comme les derniers qui existent dans le tube digestif, ce sont eux qui constituent les origines des lymphatiques intestinaux.

Cette assertion est appuyée, en dehors des coupes décrites ci-dessus, par de nombreuses observations. Plusieurs fois, après avoir injecté aussi complètement que possible les lymphatiques intestinaux, je n'ai trouvé aucune trace de bleu dans la valvule

spirale, ni dans la muqueuse stomacale, ni dans la muqueuse œsophagienne.

P. Mayer dit pourtant (p. 360) avoir injecté en bleu la valvule spirale par les gaines lymphatiques. Il ajoute, il est vrai, qu'il a pu y avoir communication entre les capillaires sanguins et lymphatiques dans l'épaisseur même de la paroi intestinale. Cette communication est probable dans les cas observés par l'auteur, car on ne saurait expliquer autrement la présence du bleu dans cette valvule, mais rien ne prouve qu'il s'agisse d'une communication normale préexistante. Il est probable qu'il y a eu rupture et que l'injection a envahi très vite les vaisseaux des deux ordres. En effet la piqûre des gaines lymphatiques paraît rentrer dans le cas des injections interstitielles avec lesquelles on ne sait jamais ce que l'on fait, parce qu'on ne peut limiter sûrement l'injection à un seul ordre de vaisseaux, comme on le verra plus loin (p. 442).

En résumé, les lymphatiques intestinaux pénètrent en dedans de la tunique des fibres musculaires longitudinales et se répandent dans le tissu connectif de la base de la valvule spirale; ils peuvent s'avancer un peu sur le bord externe de cette dernière, mais ne vont pas loin dans son intérieur. Il peut du reste y avoir à ce sujet des variations notables suivant les espèces ou les individus, et il est possible que dans les espèces de grande taille, où la valvule est épaisse et le tissu conjonctif plus abondant, ils s'étendent au delà des limites que nous venons de leur assigner.

Les rapports sus-indiqués entre la surface muqueuse de l'intestin, les vaisseaux sanguins et les lymphatiques sont du reste les mêmes que chez les animaux supérieurs. On sait que les lymphatiques de l'intestin des Mammifères ne sont pas placés immédiatement sous l'épithélium, dont ils sont séparés par les vaisseaux capillaires sanguins qui forment le premier plan de vaisseaux absorbants. Il en est de même ici, les lymphatiques sont placés en dehors des vaisseaux sanguins, en retrait pour ainsi dire et au second plan.

On a vu que les lymphatiques intestinaux forment deux plans distincts : un *plan profond* ou sous-musculaire situé en

dedans des muscles longitudinaux, un *plan superficiel* ou sous-péritonéal. Ces deux plans qui communiquent largement entre eux pourraient être affectés à deux fonctions différentes : le plan profond à l'absorption des matériaux assimilés, il répondrait en quelque sorte à un système chylifère ; le plan superficiel répondrait aux lymphatiques de la séreuse, partout si richement développés. Sous toutes les séreuses viscérales en effet, on trouve des plexus lymphatiques très serrés. Il en est de même ici, et pour bien marquer la part considérable qu'occupent ces vaisseaux superficiels dans l'ensemble des lymphatiques intestinaux, il vaut mieux désigner ces derniers sous le nom de *lymphatiques* que sous celui de *chylifères*. On sait d'ailleurs qu'il n'y a pas chez les Sélaciens de chyle vrai, c'est-à-dire de cette lymphe particulière qui, par l'injection naturelle qu'elle formait, a permis à **Aselli** de découvrir les lymphatiques intestinaux. **Ch. Robin** n'a pas pu voir de liquide laiteux dans les lymphatiques intestinaux des Torpilles, et il rappelle que **Fohmann** avait déjà fait une observation analogue (p. 27). **P. Mayer** a aussi vainement cherché du chyle dans les Raies. Ce ne sont pas du reste les seuls animaux dans ce cas et l'on sait que **Lauth** (24, p. 386) étudiant les chylifères des Oiseaux ne put jamais, même avec une nourriture appropriée, faire apparaître chez eux du chyle laiteux. Le liquide qui remplit les lymphatiques intestinaux des Torpilles est à peu près incolore d'ordinaire, aussi les vaisseaux qui le renferment ne sont-ils pas visibles sur le vivant. Cependant lorsqu'on pousse une injection de bleu dans les lymphatiques on voit quelquefois le bleu repousser au-devant de lui un liquide très faiblement coloré en blanc pâle. C'est la lymphe que l'on peut apercevoir alors parce qu'elle est refoulée sous une certaine masse dans ses voies naturelles. Son apparition ne dure qu'un instant parce qu'elle s'échappe dans les autres portions des plexus lymphatiques ou qu'elle passe en dehors des vaisseaux par osmose. Ce liquide à peine teinté n'a pas la couleur tranchée du chyle ; il est difficile d'en recueillir au moment où il apparaît à cause de la petitesse des vaisseaux qui le renferment et de sa rapide disparition.

Quelles sont les origines des lymphatiques que nous venons

de décrire? Sans prétendre discuter ici complètement cette question, je rapporterai des observations tendant à prouver que ces origines sont constituées chez la Torpille, comme chez les animaux supérieurs, par des vaisseaux finissant en culs-de-sac à une de leurs extrémités, ou plutôt par des réseaux fermés de canaux plus ou moins déliés auxquels aboutissent quelques tubes clos terminés en pointe à leur bout libre.

Ces observations sont faciles à faire sur les réseaux lymphatiques sous-péritonéaux qui recouvrent le pancréas sur la face gauche de l'intestin, et en particulier sur le bord de ces réseaux à la limite entre le pancréas et la rate.

Ch. Robin (67, p. 1) dit que la rate des Torpilles manque de lymphatiques. Les recherches de **Phisalix** (85), rapportées plus haut, contredisent cette assertion, et l'on a vu que **Laguesse** (90) aussi a signalé des lymphatiques autour des vaisseaux spléniques. Ces différentes affirmations ne sont pas aussi contradictoires qu'elles le semblent à première vue. Il peut y avoir des différences assez grandes entre la richesse des lymphatiques chez diverses espèces, comme l'indique déjà **Phisalix** (p. 32), mais en outre mes observations permettent de concilier ces opinions opposées. En effet la rate de la Torpille ne manque pas absolument de lymphatiques, comme le croyait **Robin**, seulement elle en renferme très peu, de très petits, et qui sont limités à sa périphérie ou à une partie de ses vaisseaux. La rate nous offre donc l'exemple d'un organe très pauvre en lymphatiques, placé au milieu d'organes qui en possèdent beaucoup. On peut par conséquent espérer trouver à son niveau les terminaisons ou mieux les origines du système lymphatique. Dans les injections les mieux réussies des lymphatiques au bleu de Prusse, la rate se distingue du reste du tube digestif par l'absence de coloration, et fait comme une tache au milieu du réseau bleu qui recouvre l'intestin. Les lymphatiques volumineux qui forment un plexus sur le pancréas et les magnifiques réseaux des divers replis péritonéaux voisins s'arrêtent net sur son pourtour en y dessinant un cercle à peu près continu. Jamais ils ne s'avancent sur sa surface, et, à l'œil nu du moins, ils ne semblent pas envoyer sur elle, ou dans son épaisseur, le moindre

rameau. Si l'on s'en tient à l'examen macroscopique on conclut donc comme **Robin** que la rate ne renferme pas de lymphatiques. Mais si l'on fait des préparations histologiques, on peut en apercevoir d'assez fins qui suivent sur un certain trajet les vaisseaux de la capsule splénique, et qui avaient échappé à l'œil nu. La figure 3 représente ces vaisseaux. Elle a été dessinée sur un lambeau du péritoine qui recouvrait le pancréas et la rate. La moitié inférieure contient de beaux vaisseaux lymphatiques bien développés qui font partie des plexus pancréatiques; sa moitié supérieure est à peu près dépourvue de lymphatiques et répond à la portion du péritoine qui passait sur la rate. Le gros tronc lymphatique qui limite en haut la moitié inférieure du dessin forme une partie du cercle péri-splénique dont il a été question plus haut. Du bord supérieur de ce vaisseau partent de petits conduits lymphatiques infiniment plus grêles qui s'arrêtent bien vite là où il n'y a pas de vaisseaux sanguins, mais qui, autour de ces derniers, se poursuivent sur un certain trajet en les enveloppant d'un réseau très fin qui par la petitesse de ses conduits contraste vivement avec les gros lymphatiques sous-jacents. Ce contraste donne à penser qu'il s'agit d'un point de terminaison du système lymphatique, d'une zone de transition dans laquelle ces vaisseaux s'épuisent peu à peu. La présence de cette zone de transition tient sans doute à ce que ces vaisseaux ont tenté de se développer là comme ailleurs, mais que n'y trouvant pas des conditions favorables ils sont restés très réduits. On peut se demander si la limite qui leur est assignée dans le dessin est bien leur terminaison réelle? Sans doute ils peuvent se prolonger un peu plus loin et l'injection qui est manifestement interrompue dans certains points de leur trajet montre bien qu'ils n'ont été qu'imparfaitement dessinés par elle, mais ils ne doivent pas s'étendre bien loin cependant, si l'on en juge par leur étroitesse. Ces vaisseaux sont en effet de beaucoup les plus fins que l'on rencontre dans le système lymphatique: leur diamètre ne dépasse pas 22 μ. Les réseaux qu'ils forment sont prolongés çà et là par des branches droites, libres sur une certaine longueur et terminées en pointe effilée. Sont-ce les branches originelles du système? C'est peu probable. Il est plus vraisemblable que

ce sont tout simplement des points où la pénétration de l'injection a été incomplète, et dans la plupart des cas où une branche lymphatique semble se terminer librement on n'a pas de peine à la raccorder avec une autre branche située à quelque distance et avec laquelle elle communique en réalité, mais l'injection ayant manqué au niveau de leur anastomose, le réseau paraît incomplet ou interrompu et les conduits qui limitent ses mailles plus ou moins indépendants.

Les réseaux lymphatiques grêles de la rate peuvent donc être considérés comme représentant les origines du système lymphatique, et ces origines apparaissent ici comme ailleurs sous forme de tubes clos anastomosés entre eux.

Après avoir étudié les lymphatiques il convient d'examiner les vaisseaux sanguins pour les comparer avec eux, ainsi que cela a été déjà fait sur les préparations macroscopiques (p. 412) et pour voir si l'on peut observer entre eux des communications. J'ai fait dans ce but de nombreuses injections et j'ai obtenu des préparations sur lesquelles il est facile d'étudier la vascularisation intestinale. Les figures 4 et 5 représentent deux points particuliers qui suffiront à nous faire connaître d'une manière générale la disposition des vaisseaux sanguins dans la muqueuse intestinale. Toutes deux sont empruntées à l'intestin spiral de *Scyllium canicula* dont les parois plus minces que celles de l'intestin de Torpille se prêtent mieux à des préparations d'ensemble comprenant toutes les tuniques intestinales examinées à plat. L'une a été obtenue après injection totale de l'animal avec de la gélatine colorée au bleu de Prusse; l'autre après injection totale au nitrate d'argent à 1 pour 300. Dans les deux cas l'injection a été poussée par l'aorte après section de la queue de l'animal en arrière des nageoires ventrales. Ces figures rigoureusement exactes et dessinées à la chambre claire ont été prises sur des points où l'injection n'était que partiellement réussie, c'est-à-dire n'était complète — passant à la fois dans les artères, les capillaires et les veines — que sur une petite étendue de la surface intestinale qui se trouvait ainsi isolée et par suite facile à étudier. Ces points sont du reste les seuls dans lesquels il soit possible de débrouiller le lacis des vaisseaux sanguins; lors-

qu'une injection est absolument complète et réussie dans les diverses tuniques intestinales superposées, il est très difficile de suivre les différents vaisseaux et de voir leur distribution. Mais lorsqu'on peut, comme dans les figures sus-indiquées, suivre le passage entre les artères et les veines, on est bien sûr d'avoir sous les yeux le cercle complet de la vascularisation en un point donné, alors même que ce dernier serait très limité, comme c'est le cas.

La figure 5 représente les vaisseaux sanguins des plis qui revêtent la face libre de la muqueuse. Ces plis qui offrent la même disposition sur les deux faces de la valvule spirale et sur la paroi intestinale comprise entre les tours de spire dessinés par la valvule, ont une forme un peu différente suivant les espèces. Chez *Torpedo marmorata* ils s'anastomosent fréquemment entre eux en décrivant des polygones réguliers, de manière à dessiner à la surface de la muqueuse une série d'alvéoles toutes au contact dont les parois latérales sont formées par les plis et le fond par la surface de la muqueuse. Dans le genre *Scyllium* les plis sont au contraire parallèles les uns aux autres et ne s'anastomosent que rarement entre eux; ils forment donc à la surface de l'intestin de petites lames saillantes parallèles entre elles. Sur la paroi intestinale ces lames restent toujours parallèles et sont dirigées longitudinalement, dans le sens de l'axe de l'intestin, perpendiculairement (ou à peu près) aux tours de spire. Sur la valvule, ces lames disposées radialement, et par suite moins nombreuses vers le bord interne que vers le bord externe de cette dernière, convergent les unes vers les autres et se fusionnent à certains points, mais cela ne les empêche pas d'être encore sur la majeure partie de leur trajet parallèles entre elles comme sur la paroi intestinale.

La figure 5 montre une partie de deux plis muqueux de la paroi intestinale injectés au nitrate d'argent. L'artère (*a. s.*) et la veine (*v. s.*) suivent l'insertion de la valvule spirale et les plis sont, comme on l'a dit, perpendiculaires à cette dernière. L'artère émet une branche qui se divise en trois rameaux étalés sur la paroi intestinale. L'un d'eux (*a. p. m.*) mérite d'attirer l'attention; après s'être placé comme les autres dans la paroi intesti-

nale, il se relève en pénétrant dans l'épaisseur du pli muqueux le plus élevé, le suit sur un certain trajet, puis vient se jeter dans le vaisseau capillaire qui cotoie son bord libre, et passe ainsi dans le réseau capillaire placé dans le pli. Ce réseau, très régulier, est contenu dans un seul plan et forme comme une lame vasculaire réticulée, ayant exactement les dimensions, la direction et l'aspect du pli dans lequel elle est située. Cette lame est unique dans chaque pli. Il n'y a pas ici comme dans les villosités des Mammifères un réseau enveloppant l'axe conjonctif de la villosité et présentant la forme d'un cône lorsque celle-ci est conique, ou d'une double lame vasculaire lorsqu'elle est aplatie. Chez les Mammifères en effet, même chez ceux dont les villosités sont très minces, comme le Lapin, les capillaires sanguins forment sur chaque face de la villosité un réseau situé immédiatement au-dessous de l'épithélium et qui est séparé du réseau de la face opposée par une mince lame de tissu conjonctif dans laquelle se placent les chylifères. Ici rien de pareil. L'axe du pli, ou si l'on veut de la villosité, extrêmement mince, ne renferme qu'un réseau capillaire sanguin unique, qui occupe toute son épaisseur et est en contact à la fois avec les deux faces du pli. Il n'y a pas place pour d'autres vaisseaux à côté de lui. Cette disposition est en rapport à la fois avec la minceur du pli et aussi avec le développement des capillaires sanguins qui sont beaucoup plus volumineux que ceux des Mammifères. A la base d'implantation des plis le réseau capillaire se continue dans des veines qui ramènent ensuite le sang dans la veine de la spire. L'une de ces veines se voit bien sur le pli le plus élevé, mais la continuité entre les veines et les capillaires est encore bien plus visible sur le pli inférieur. Ces veines forment dans la paroi intestinale des réseaux dont on peut apercevoir quelques mailles (*v. m. p.*), puis elles se jettent dans la veine de la spire par des troncs perpendiculaires à cette dernière. Entre les plis il existe dans la muqueuse un réseau capillaire semblable à celui des plis et continu avec lui, mais ce réseau n'a pas été imprégné par l'argent dans le point qui a servi à la figure 5 et il n'y est pas représenté. La figure 5 ne donne donc pas la vascularisation complète de la muqueuse intestinale; elle permet néanmoins de

voir sur un point tous les éléments de cette vascularisation avec leurs rapports. Elle indique donc par quelles voies la circulation s'y effectue, et pour avoir une idée complète des choses, il suffit de rétablir le réseau interlamellaire là où il manque, ce qui ne donne pas d'ailleurs une disposition nouvelle fondamentalement différente de ce que nous a montré le reste. Aucun élément nouveau n'a été introduit dans le système sanguin et l'on a simplement étendu les réseaux capillaires sans rien changer aux grandes voies afférentes et efférentes du sang que la figure représente dans leurs parties essentielles.

La figure 4 est empruntée à une partie plus profonde de la muqueuse et représente justement une partie du réseau capillaire placé entre les plis. Des artérioles, *a*, forment une sorte de cadre incomplet d'où part un capillaire, *c. a.*, qui vient se jeter dans un réseau extrêmement serré à mailles polygonales assez régulières. Ce réseau est du reste alimenté par d'autres voies et notamment par un capillaire, *c. a'.*, qui ne part pas du cadre artériel, mais de plus loin. Du réseau sortent en divers points des veinules qui grandissent rapidement suivant la loi habituelle de la constitution des veines et deviennent bientôt les troncs d'origine de veinules plus développées, lesquelles dessinent une sorte de cadre ou de portion de réseau en s'anastomosant les unes avec les autres.

Nous avons donc là aussi un cas où le cercle circulatoire est complet et où nous pouvons passer sans discontinuité d'une artériole à des veines visibles à l'œil nu sur la surface intestinale. Comme dans le cas précédent la préparation est claire parce que l'injection n'est que partielle et n'a rempli qu'une partie des voies du sang. On comprend bien que le réseau capillaire représenté ici n'était pas, en réalité, isolé comme il l'est dans la préparation, et qu'il communiquait avec celui des plis, avec d'autres réseaux semblables à lui et placés sur ses côtés, et sans doute aussi, plus en dehors, avec d'autres réseaux des tuniques intestinales. Mais si tous ces réseaux étaient injectés il serait très difficile sinon impossible de démêler comme on peut le faire ici les principales divisions du système vasculaire sanguin et les chemins du sang à leur intérieur.

Les deux figures 4 et 5 se complètent donc l'une par l'autre et permettent de se faire une idée de la vascularisation sanguine dans la muqueuse intestinale. Elles montrent que la circulation se fait uniquement dans des voies régulièrement calibrées et qu'il n'y a pas de lacunes veineuses. L'absence de semblables lacunes n'a pas été constatée seulement chez *Scyllium*, mais aussi sur nombre de préparations semblables que j'ai étudiées à ce point de vue chez la Torpille. Lorsqu'on est arrivé à comprendre par des cas simples, tels que ceux qui viennent d'être décrits, la marche des vaisseaux dans la muqueuse intestinale, on peut interpréter aisément les préparations dans lesquelles les injections sont complètement réussies. J'ai étudié chez la Torpille beaucoup d'injections complètes et j'ai pu me convaincre que l'arrangement des vaisseaux est au fond le même que chez *Scyllium*. Seulement, à cause de la disposition anastomosée des plis muqueux, la forme des réseaux est un peu différente. On a vu que les plis dessinent un réseau polygonal à la surface de la muqueuse. Chacun d'eux renferme une lame de capillaires sanguins identique à celle que nous avons décrite chez *Scyllium*. Mais ces lames injectées, s'entre-croisant au niveau de leurs anastomoses, compliquent beaucoup le dessin de la vascularisation en donnant lieu à un lacis de capillaires courant à la surface de la muqueuse au-dessus du réseau profond qui occupe le fond des alvéoles limitées par les plis. En effet, dans les injections bien réussies, on voit sur la surface de la muqueuse deux réseaux capillaires superposés, celui des plis muqueux et celui de la muqueuse interposée à ces plis, et à cause des anastomoses fréquentes de ces derniers l'ensemble des divers réseaux est confus, embrouillé et difficile à résoudre en des systèmes simples, comme nous avons pu le faire pour *Scyllium*. Il n'y a jamais de lacunes veineuses et les veines naissent directement des réseaux capillaires pour se continuer sur toute leur longueur avec un calibre parfaitement régulier. Dans des préparations de la valvule spirale bien injectée et montée en entier après éclaircissement, on voit les veines nées à différentes hauteurs le long du rayon de la valvule, se porter obliquement vers la veine de la spire dans laquelle elles se jettent après avoir décrit un

trajet en forme de tourbillon d'un aspect fort élégant. Toutes ces veines de la valvule comme celle de la spire et celles de la paroi ont un calibre régulier sans dilatations ni renflements notables, et l'on ne trouve pas non plus en dehors d'elles des lacunes avec lesquelles elles communiqueraient plus ou moins directement.

Les vaisseaux sanguins de la tunique musculaire ont une tout autre disposition et les réseaux capillaires y présentent la forme caractéristique qu'ils offrent partout dans les muscles lisses.

La plupart des veines de la muqueuse intestinale sont placées dans le tissu conjonctif situé à la base de la valvule spirale ou entre les deux couches musculaires longitudinale et transversale. Elles y sont en rapport avec les lymphatiques du plan profond qui les entourent étroitement. On voit donc qu'ici, comme chez les autres animaux, les lymphatiques sont placés plus profondément que les vaisseaux sanguins, ce qui s'explique aisément car les lymphatiques paraissent surtout destinés à recueillir des matériaux empruntés au sang lui-même. Le rôle des chylifères dans l'absorption des graisses est peut-être particulier aux Mammifères, seuls animaux chez lesquels on ait constaté la présence de chyle vrai, et même dans ce cas, les chylifères sont placés en seconde ligne par rapport aux vaisseaux sanguins qui eux sont immédiatement en dessous de l'épithélium. Si chez les Torpilles les lymphatiques intestinaux ne s'avancent pas aussi loin vers la surface de l'intestin que chez les Mammifères, cela tient à la disposition très particulière de la muqueuse intestinale chez ces Poissons. On a vu que les plis muqueux sont si minces qu'ils ne contiennent jamais qu'un seul plan de capillaires sanguins; d'autre part le développement de ceux-ci supplée à l'absence des lymphatiques, lesquels sont rejetés plus en dehors.

Les lymphatiques du plan superficiel ont des rapports moins intimes avec les veines dont ils sont séparés par la couche des muscles longitudinaux. Ils sont plutôt en relation avec la cavité péritonéale dont ils ne sont séparés que par une très mince lamelle séreuse. Ils ont probablement un rôle important dans la régulation de la quantité du liquide épanché dans cette cavité.

Après avoir examiné séparément les vaisseaux lymphatiques et les vaisseaux sanguins, comme on vient de le faire, il est bon d'étudier des préparations contenant à la fois les deux ordres de vaisseaux injectés à l'aide de masses différentes, et obtenues par le procédé dont il a été question page 415.

La figure 6 montre une portion de la paroi de l'intestin spiral ainsi injecté et vu par sa face péritonéale. Le réseau lymphatique coloré en bleu est en majeure partie placé en dehors des veines, et par conséquent, dans le dessin, en-dessus d'elles. Quelques branches seulement de ce réseau passent en dessous des veines. Divers lymphatiques courts placés çà et là sur le réseau et qui semblent coupés représentent les communications des lymphatiques superficiels avec les profonds, communications qui ont été coupées lorsqu'on a détaché la valvule au ras de son insertion. Les vaisseaux de ce plexus dessinés au même grossissement que ceux de la figure 7 sont cependant plus petits; cela tient à ce qu'ils appartiennent à un point reculé de l'intestin spiral sur lequel les dimensions du plexus lymphatique se réduisent à mesure que l'on avance vers sa partie postérieure (voir fig. 1). Les veines forment, elles aussi, des réseaux dont on voit une maille, mais la forme même de cette dernière permet de distinguer immédiatement le réseau sanguin du réseau lymphatique. En effet en dehors des dimensions très différentes des mailles des deux réseaux, on voit que celui des veines laisse reconnaître des troncs très nets, branches de vaisseaux plus volumineux et voies orientées pour ainsi dire, au lieu des lacis réguliers dans lesquels aucun conduit principal, aucun branchement de voies dominantes ne se laisse reconnaître. Cela est encore plus net lorsqu'au lieu d'examiner un point limité comme celui que représente la figure, on peut suivre ces vaisseaux sur une grande étendue. De la maille veineuse on voit partir des vaisseaux qui se dirigent vers la profondeur, *v. p.*, et qui ont été coupés, et d'autres beaucoup plus petits, *v. s.*, qui vont vers la surface. Ces derniers sont les veines péritonéales qui viennent recueillir dans cette séreuse le sang du réseau capillaire qu'elle renferme. Ce réseau n'était pas visible sur le point dessiné, sans doute parce que la réduction du nitrate d'argent

ne s'était pas opérée à son niveau. Néanmoins les petites veinules qui y aboutissent suffisent à montrer le contraste entre les vaisseaux sanguins et les lymphatiques du péritoine, les veines étant beaucoup plus petites que les lymphatiques. Dans les préparations présentant la double injection on ne voit jamais aucune communication entre les vaisseaux sanguins et lymphatiques. On ne rencontre non plus jamais d'images pouvant faire penser que de telles communications existent. En effet partout le réseau lymphatique est complet et fermé, les conduits qui le forment ont des parois lisses extérieurement et jamais garnies de pointes ou d'épines dans lesquelles on pourrait voir des rameaux anastomotiques avec le réseau sanguin. Nulle part je n'ai constaté de faits pouvant faire penser que les deux injections s'étaient rencontrées dans un même vaisseau. Si les veines ou les capillaires communiquaient avec les lymphatiques on trouverait toujours certains points dans lesquels le bleu aurait été chassé par le nitrate et remplacé par lui, ou dans lesquels on observerait manifestement un mélange des deux masses, or on ne voit jamais rien de semblable. Du reste les observations macroscopiques laissaient déjà soupçonner ce résultat. Comme les deux masses employées pour l'injection sont parfaitement fluides et le demeurent pendant tout le cours de l'opération il est clair que du moment que l'injection des lymphatiques en bleu reste intacte et permanente pendant tout le temps que passe le nitrate d'argent, il ne saurait y avoir de communication des deux systèmes vasculaires injectés. J'ai observé plusieurs fois cette permanence complète de l'injection des lymphatiques, tandis que le nitrate d'argent poussé par la veine porte revenait par l'artère cœliaque après avoir traversé tout le système vasculaire sanguin intestinal. La fluidité parfaite des deux masses à injection est encore une garantie en faveur de la non-communication des vaisseaux des deux ordres, car cette fluidité se maintenant jusqu'au moment où la pièce est plongée dans l'alcool, les communications même les plus étroites devraient forcément amener le mélange au moins partiel des deux injections, et puisque nous n'avons rien observé de pareil nous sommes forcé de rejeter absolument toute anastomose, si faible qu'elle

soit, entre les différents systèmes de vaisseaux qu'on peut observer dans les parois intestinales.

La figure 6 montre aussi que les lymphatiques ne forment pas seulement, comme on l'a dit, des gaines aux vaisseaux sanguins. Les veines, *v.*, sont assez considérables et déjà bien visibles à l'œil nu; or les lymphatiques voisins, loin de s'attacher à elles pour leur former des gaines, passent et repassent autour d'elles en les enlaçant, mais sans s'accoler à leur paroi sur un certain parcours, sans même que la direction de leurs mailles soit en rien influencée par celle du vaisseau sanguin.

Les lymphatiques forment un réseau qui croise les veines et prend des contacts multiples avec ces dernières, mais ne s'oriente pas par rapport à elles. Il en est de même sur la plus grande partie de la surface. Ce n'est qu'au niveau des grosses veines des courbures stomacales, ou de la veine dorsale de l'intestin spiral que les lymphatiques, étroitement accolés à la tunique externe de ces vaisseaux, les suivent sur toute leur longueur en leur formant les gaines bien connues. Cette remarque a son intérêt, elle montre que le réseau lymphatique a déjà ici un rôle plus important que celui de simple satellite des vaisseaux sanguins, puisqu'il s'étend largement à côté de ces derniers, et qu'il offre des caractères propres et une forme particulière qui attestent son individualité et son indépendance[1].

Les lymphatiques ont une constitution très simple. Ils sont creusés dans le tissu conjonctif et sont limités uniquement par un endothélium dont les cellules montrent, après l'imprégnation par le nitrate d'argent, des bords sinueux et festonnés. Ils ne possèdent jamais de valvules. Leur calibre, très inégal pour des vaisseaux voisins, est à peu près régulier. Ils ne présentent pas un aspect noueux ou moniliforme aussi marqué que ceux des Mammifères. Aussi un lymphatique *vu isolément* ne se dis-

1. On avait si souvent autrefois décrit les lymphatiques des Vertébrés inférieurs comme disposés en forme de gaines autour des vaisseaux sanguins que certains auteurs ont déjà cru devoir protester. Ainsi Langer (67.68), dans deux mémoires sur le système lymphatique de la Grenouille, fait remarquer que les lymphatiques de la peau, de la nictitante, de la muqueuse palatine, etc., ne sont pas simplement engainants pour les artérioles, mais forment des réseaux propres indépendants des vaisseaux sanguins.

tingue pas très nettement par sa forme des veines voisines, même lorsqu'on a employé des injections au nitrate d'argent, car l'endothélium de ces dernières est fréquemment en « feuilles de chêne », comme celui des lymphatiques. Comme la plupart des veines manquent de tunique musculaire, il est impossible de les distinguer des lymphatiques sur les coupes. La présence des lymphatiques ne peut donc être affirmée que lorsqu'on a pu les injecter et que leurs connexions, aussi bien que leur mode de ramification si caractéristique, ont permis de les reconnaître comme tels.

Il faut maintenant discuter les résultats obtenus, les comparer à ceux des autres chercheurs et montrer s'ils sont plus fondés. Bien des questions sont, comme celle-ci, ballottées constamment entre des solutions contraires, et leur étude conduit à un scepticisme décourageant ou à l'impression pénible d'un perpétuel recommencement et d'un piétinement sur place. Il n'en serait pas ainsi, si les auteurs avaient soin d'étayer chaque fois leurs descriptions sur une technique appropriée aux recherches entreprises, et de discuter cette technique afin de montrer qu'elle était vraiment convenable et suffisante pour résoudre la question abordée. C'est donc sur la technique, que j'insisterai surtout ici ; de cette façon, ceux qui étudieront plus tard la même question, auront tous les éléments nécessaires pour voir en quoi j'ai pu me tromper ou être incomplet et quels *desiderata* mes recherches laissent encore.

Les résultats auxquels je suis arrivé ne sont en somme que la confirmation des idées de **Ch. Robin**, confirmation appuyée par l'examen histologique sur lequel il n'a pas assez insisté. Il y a bien quelques différences entre les données de cet auteur et mes propres observations, mais elles portent sur des points de peu d'importance. Aussi peut-on dire que la question avait déjà été résolue par **Ch. Robin**, et que ce dernier avait parfaitement décrit le système lymphatique des Torpilles. Cependant, ses données ont été contestées plus tard. Pourquoi? Sans doute parce que **Robin** ne donne nulle part sa technique et ne discute pas ses résultats. Il a décrit et représenté de beaux réseaux lymphatiques, mais on ne sait pas comment il les a obtenus, par

quels points et avec quelle substance il les a injectés; du moins ne fait-il aucune allusion à cela dans son mémoire de 1867. Dès lors, et étant donné qu'il n'apporte aucun dessin histologique à l'appui de ses descriptions, on a pu douter de leur exactitude et penser, comme l'a fait **Neuville**, qu'il avait simplement injecté des réseaux veineux.

Quant aux auteurs qui ont nié l'existence de lymphatiques, sur quoi se fondent-ils? On a vu plus haut de quelles prudentes réserves **P. Mayer** entoure cette négation; **Neuville** est plus catégorique, mais tous les deux se basent sur le passage, dans les veines, d'injections poussées dans les prétendus lymphatiques. Comment expliquer ces résultats, comment concilier les observations de ces auteurs avec les nôtres?

C'est ici qu'il convient d'examiner avec soin les méthodes employées pour la solution de la question.

Voyons d'abord ce qui concerne les injections. Pour avoir des résultats très sûrs, il faut avant tout rejeter absolument les injections interstitielles. C'est cependant la méthode classique pour l'étude des lymphatiques, et elle a donné chez les Mammifères d'excellents résultats, mais les conditions ne sont pas les mêmes pour les êtres qui nous occupent. Chez les Mammifères on ne peut pas injecter les lymphatiques du centre à la périphérie, à cause de la présence des valvules qui s'opposent à la marche des liquides dans ce sens, et l'on est forcé d'aborder ces vaisseaux par la périphérie, c'est-à-dire par les injections interstitielles. Mais celles-ci n'ont pas dans ce cas d'inconvénients graves. En effet, la forme très particulière des lymphatiques, leur développement considérable par rapport à celui des capillaires sanguins, enfin, leurs caractères histologiques, permettent toujours de les reconnaître et ne laissent place à aucune méprise. Il n'en est pas de même chez bien d'autres Vertébrés où les caractères des lymphatiques ne sont pas aussi tranchés. Mais, d'autre part, chez les Torpilles, on a toute facilité pour injecter les lymphatiques par leur partie centrale, en allant contre le cours habituel de la lymphe. On pourrait craindre qu'un tel mode d'injection ne donne que des résultats incomplets, parce que les origines du système lymphatique consistant

en des plexus fermés, le liquide injecté refoulant la lymphe devant lui et la comprimant dans un système clos pourrait être arrêté à un moment donné avant d'avoir atteint les dernières ramifications du système lymphatique. Mais cette crainte est vaine, parce que, si les origines des lymphatiques consistent bien vraiment en des tubes clos, ces derniers ne forment pas des culs-de-sac terminaux, isolés sur une certaine longueur et dans lesquels la lymphe accumulée pourrait s'opposer à la pénétration de l'injection ; ils sont partout au contraire unis en plexus, ce qui permet un écoulement de la lymphe dans divers sens, le plexus n'étant pas envahi par l'injection de tous les côtés à la fois. En même temps, dans les points du réseau où la lymphe s'est accumulée en fuyant devant l'injection, et qui pourraient être considérés comme des culs-de-sac, l'injection se substitue peu à peu à la lymphe qui, sous la pression exercée sur elle, passe vraisemblablement hors de ses voies naturelles par osmose. On peut donc avoir confiance dans les injections récurrentes et admettre comme bons les résultats qu'elles fournissent. Du reste, ce mode d'injection a fait ses preuves. La méthode indiquée par **Ranvier** (95[1]), pour injecter les lymphatiques de la peau de la Grenouille, et qui consiste en somme à mettre du bleu sous pression dans les sacs sous-cutanés pour le faire pénétrer dans les lymphatiques de la peau qui débouchent dans ces sacs, n'est autre chose qu'une injection par récurrence. Or, elle donne des résultats parfaits, et les réseaux ainsi injectés sont fort beaux. J'en ai obtenu de très nets chez la Rainette.

Lorsqu'on injecte ainsi les lymphatiques de la Torpille, tous ces vaisseaux ne se remplissent pas à la fois et certains restent vides, tandis que leurs voisins sont magnifiquement développés par l'injection. Les premiers aident en quelque sorte au remplissage des seconds en emmagasinant la lymphe repoussée des territoires injectés, puis ils se remplissent à leur tour lorsqu'on exerce une très légère pression à la surface des organes avec le doigt promené légèrement. Il est probable, comme on l'a dit plus haut, que la lymphe passe à travers les parois des lymphatiques par osmose pour permettre l'arrivée de l'injection. En

tout cas on n'observe pas de ruptures de ces vaisseaux sur les préparations microscopiques.

Les injections du système lymphatique seront donc faites contre le cours de la lymphe. Il importe aussi de les faire par les vaisseaux centraux, aussi loin que possible des organes que l'on veut étudier. Pour cela le plexus mésentérique de la Torpille offre un endroit particulièrement favorable. Sans doute on ne peut y découvrir un vaisseau lymphatique isolable par lequel on ferait l'injection. Ces vaisseaux sont trop petits lorsqu'ils ne sont pas remplis, et trop fréquemment anastomosés entre eux, pour qu'on puisse en isoler un comme il le faudrait pour une injection directe, et on est bien obligé de faire une piqûre et une injection interstitielle dans le mésentère. Mais l'injection interstitielle reste limitée à ce dernier, et déjà dans le cordon cœliaque ce n'est plus une injection interstitielle, c'est-à-dire maintenue simplement par les fibres du tissu connectif écartées par le liquide injecté, mais bien une injection vasculaire, c'est-à-dire endiguée dans des canaux préformés doués de parois propres et d'une forme fixe. C'est par ces canaux que l'injection est conduite jusque sur les parois intestinales, et il n'y a aucune raison de croire que les canaux qu'elle y remplit ne sont pas la continuation directe des précédents. A partir du cordon cœliaque l'injection passe donc par des voies régulières préexistantes et non dans des chemins qu'elle créerait devant elle au fur et à mesure de sa progression. Elle est aussi sûrement maintenue dans un système de canaux préformés que si l'on avait pu la pousser directement dans un de ces canaux. En un mot, à quelque distance du point où l'injection interstitielle est faite elle devient une injection vasculaire, maintenue dans des voies tubulaires, et elle est telle longtemps avant d'atteindre les parois intestinales, de sorte que jamais les lymphatiques de ces dernières ne sont injectés par une autre voie que leurs voies efférentes naturelles. J'insiste là-dessus parce que cela me paraît la condition essentielle d'une bonne observation des lymphatiques et de la démonstration de l'indépendance des réseaux lymphatiques et des réseaux sanguins. Toutes les fois que j'ai poussé l'injection par le mésentère gastrique, je l'ai vue rester dans les lympha-

tiques sans jamais passer dans les veines. Il n'en est pas de même si l'on tente l'injection par piqûre de la paroi intestinale. Après avoir injecté l'intestin au bleu par la veine porte, j'ai essayé d'injecter les lymphatiques au nitrate d'argent en piquant la paroi de l'intestin avec une fine aiguille de seringue de Pravaz. Ce procédé classique pour la recherche des lymphatiques des Mammifères me faisait espérer un heureux résultat; il en a été tout autrement, et l'examen histologique attentif des préparations ainsi obtenues m'a fait comprendre pourquoi. Dans ces préparations les lymphatiques injectés sont très dilatés, beaucoup plus que par la méthode des injections récurrentes; ils prennent un aspect moniliforme très marqué, puis ils sont difficiles à suivre parce qu'ils ne sont pas seuls imprégnés d'argent; celui-ci a passé dans certaines veines, chassant le bleu qui les occupait. D'autres veines se sont vidées de leur contenu sans pour cela avoir pris l'imprégnation. En un mot on a sous les yeux des figures compliquées impossibles à interpréter tant que l'on n'a pas été éclairé par l'étude des lymphatiques et des vaisseaux sanguins telle que nous venons de la faire. Et cela s'explique aisément. L'injection interstitielle développe au point où elle est faite une pression assez forte pour décoller, au moins en quelques endroits, les tuniques intestinales les unes des autres. Le liquide contenu dans les sortes de loges ainsi formées comprime les vaisseaux voisins qui ne s'injectent pas ou se vident de la masse qu'ils pouvaient déjà contenir. Lorsque le nitrate passe dans les lymphatiques il y arrive par quelques points seulement, d'où une injection moins parfaite que lorsqu'il aborde ces vaisseaux par un grand nombre de côtés à la fois comme dans les injections récurrentes. En outre à cause de la pression développée et des compressions locales qui peuvent se rencontrer, comme on vient de le voir, il arrive à dilater certains vaisseaux, tant veineux que lymphatiques, bien au delà de leurs dimensions ordinaires, effaçant ainsi leurs caractères propres et rendant toute détermination incertaine. Le passage du nitrate dans les veines s'explique aisément si l'on songe que l'aiguille de la seringue, si fine qu'elle soit, en ouvre toujours plusieurs sur son passage. La plupart de ces inconvénients se

retrouvent du reste lorsqu'on fait des injections interstitielles chez les Mammifères, bien que, chez ces animaux, la constitution du tissu conjonctif se prête mieux à la réussite de ces injections, mais à cause des caractères très tranchés des lymphatiques ils n'ont pas les mêmes conséquences.

J'ai donc absolument renoncé aux injections interstitielles en entendant par là les injections faites au niveau même du point que l'on veut examiner ou à son voisinage immédiat. De telles injections ne sont acceptables que lorsqu'on ne peut pas faire autrement. Je considère comme une injection interstitielle la piqûre des gaines lymphatiques des gros vaisseaux, car ces gaines sont beaucoup moins développées qu'on ne le croit souvent, et il est difficile en les piquant de ne pas toucher les vaisseaux qu'elles entourent; en tous les cas il est impossible d'y limiter l'injection strictement aux lymphatiques, et par conséquent on retombe dans les cas des injections interstitielles.

Comme on ne peut isoler un lymphatique central, et qu'on est obligé de l'aborder par piqûre à l'aide de l'aiguille de la seringue, il faut chercher pour cela, sur le trajet des lymphatiques, un point aussi éloigné que possible du lieu où l'on veut développer par l'injection le réseau lymphatique, et en même temps très pauvre en vaisseaux sanguins pour éviter le passage possible de l'injection dans ces derniers. Le mésentère gastrique de la Torpille réalise toutes ces conditions. C'est pour cela que j'ai vu le système lymphatique de cet animal avec une si grande évidence. On se souvient du reste que **Robin** avait choisi la Torpille comme type, dans ses études sur les lymphatiques des Sélaciens. Il est parfaitement possible que ces conditions ne soient pas aussi bien réalisées dans d'autres animaux du même ordre et qu'il soit plus difficile d'observer chez eux la disposition des lymphatiques, en tous cas il faudra toujours essayer de les injecter par les replis péritonéaux plutôt que par les organes eux-mêmes. C'est pour faciliter cette recherche que j'ai insisté dans la description macroscopique sur les divers mésos. Ils sont certainement disposés chez la Torpille d'une manière un peu particulière et peuvent être très différents ailleurs, mais il est bon néanmoins d'en avoir comme base une

description un peu détaillée, fût-ce d'après un cas très spécial.

La méthode des injections est indispensable pour affirmer l'existence d'un système lymphatique; j'entends les injections totales, qui montrent les connexions des vaisseaux. Tant qu'on n'a pas fait la démonstration de ces connexions, on ne peut être sûr de rien. En effet, comme on l'a déjà dit plusieurs fois, les caractères des lymphatiques ne sont pas assez tranchés dans les Poissons, pour que l'on puisse les distinguer nettement des veines sur les coupes ordinaires, et sous ce rapport les meilleures préparations histologiques faites sans injection préalable ne peuvent pas être de grande utilité. Mais si la méthode des injections est indispensable, elle n'est pas suffisante et ne permet pas de faire une étude complète et décisive tant qu'elle n'est pas corroborée par l'examen microscopique. Nous avons indiqué p. 415 les préparations qu'il faut faire dans ce but, et nous n'y reviendrons pas, mais nous insisterons sur l'examen des pièces d'ensemble, c'est-à-dire de la paroi intestinale montée à plat et examinée sur une assez grande étendue : on a vu plus haut le résultat de cet examen. Il est probable que si les auteurs qui ont nié l'existence de lymphatiques l'avaient fait, ils n'auraient pas manqué d'être frappés du caractère particulier, dévoilé par les injections, des vaisseaux des divers ordres, et qu'ils n'auraient pas aussi facilement admis des communications entre des territoires vasculaires aussi différemment conformés que le sont les réseaux sanguins et les réseaux lymphatiques.

Les méthodes indiquées ci-dessus sont indispensables dans une question comme celle-ci; elles permettent seules de relier l'observation anatomique à l'examen histologique, et par là de s'assurer de la continuité des parties étudiées. Trop souvent on a fait des observations séparées sur des organes envisagés à part, sans se préoccuper de rattacher les résultats ainsi obtenus à ceux qu'avait fait connaître l'anatomie proprement dite. Cette manière de faire, qui n'a pas de grands inconvénients lorsqu'il s'agit des animaux supérieurs et de l'Homme dont l'étude anatomique a été poussée si loin, est pleine de dangers lorsqu'elle s'applique à des animaux beaucoup moins étudiés et où la richesse des données antérieures n'est pas aussi grande. Dans

ces cas on ne doit jamais oublier que l'étude anatomique et l'étude histologique doivent toujours marcher simultanément et qu'il est aussi dangereux de négliger l'une que l'autre.

IV

Après avoir exposé la disposition des lymphatiques du tube digestif de la Torpille, j'examinerai ici quelques questions se rapportant au système lymphatique considéré dans son ensemble chez les Poissons, et qu'il est bon d'indiquer, autant pour compléter cette étude, que pour faciliter les recherches ultérieures sur le même sujet.

Et d'abord comment est constitué, dans son ensemble, le système lymphatique des Torpilles? Toutes mes observations me portent à admettre qu'il est, à très peu de chose près, tel que l'a décrit Ch. Robin et il suffit de se reporter à la page 387 qui renferme l'exposé des données de cet auteur pour en prendre une idée suffisante. A la vérité je n'ai pas vu les « réservoirs » de la lymphe dont parle Ch. Robin et j'ai trouvé à leur place des plexus de lymphatiques. Mais cette différence n'est pas très importante. Elle peut tenir à l'espèce étudiée et elle peut s'expliquer, sans rien changer au plan fondamental, par la dilatation de certains conduits lymphatiques ou par la confluence de quelques-uns d'entre eux en une vaste lacune. Je n'ai pas vu non plus les lymphatiques cardiaques décrits par Ch. Robin, mais cela ne veut pas dire qu'ils n'existent pas. En effet, le but principal de mes recherches était avant tout de savoir s'il existait des vaisseaux lymphatiques. Leur distribution, leur présence dans certains organes n'étaient, relativement à cette première question, que d'une importance secondaire. Aussi après avoir constaté d'une manière certaine la présence d'un système lymphatique, répandu principalement sur le tube digestif et ses annexes, ai-je un peu laissé de côté les autres branches moins importantes de ce système, d'autant plus que certaines d'entre elles peuvent prêter à la discussion, comme on le verra plus loin.

Du reste l'anatomie du système lymphatique chez les Pois-

sons est encore bien peu fixée et demande de nouvelles recherches. J'espère avoir démontré, chez la Torpille, l'existence d'un ensemble de vaisseaux que l'on peut regarder comme le tronc principal ou la partie centrale du système lymphatique, mais il y a encore bien des points à élucider avant d'avoir une idée complète de ce système chez les Poissons. Si l'on s'en tenait à l'historique, § I, qui est consacré exclusivement aux Sélaciens, on pourrait penser que le système lymphatique, s'il y en a un, est uniquement constitué par les lymphatiques viscéraux. Mais on ne peut pas affirmer qu'il en soit bien réellement ainsi chez tous les Poissons, et la démonstration que les grands vaisseaux cutanés considérés autrefois comme lymphatiques sont en réalité des veines (**Ch. Robin, T.-J. Parker, P. Mayer**) ne permet pas de nier absolument, et sans examen spécial, la présence de vaisseaux lymphatiques dans la peau. **Pouchet** (80) a publié l'observation de vaisseaux lymphatiques dans la nageoire caudale de jeunes Turbots longs de 18 à 25 centimètres. Un peu avant lui **Jourdain** (80) avait aussi observé sur les nageoires de Poissons osseux des vaisseaux qu'il considérait comme lymphatiques, enfin **Cuénot** (89) signale la présence chez *Carassius auratus* de lymphatiques cutanés terminés en tubes clos. Ces observations mériteraient d'être reprises, car elles ne paraissent pas avoir été très étendues, mais on ne peut les éliminer sans autre forme de procès. D'autre part il faut rappeler que pour les Téléostéens, **Jourdain** (67, 68), **Sappey** (80) et **F. Trois** (78-82) décrivent encore des lymphatiques dans la peau, dans les viscères et dans les organes profonds (rachis). Je n'insiste pas sur ces travaux que je ne puis discuter ici, n'ayant pas d'observations personnelles sur le même sujet, et je ne les mentionne que pour compléter l'historique et pour éviter un malentendu sur l'état actuel de la question du système lymphatique des Poissons.

J'indiquerai maintenant quelques rapports singuliers du système lymphatique avec des veines autres que les cardinales. Lorsqu'on injecte le plexus mésentérique on voit souvent l'injection passer dans certaines veines rachidiennes. Cela se produit exclusivement à la partie antérieure de la cavité abdominale, et

les veines injectées sont celles placées au voisinage de la partie antérieure du plexus. Jamais celles qui répondent à sa partie postérieure ne reçoivent l'injection. On comprend que ce fait complique extraordinairement l'étude des lymphatiques de la région, car on est toujours en droit de se demander si tel vaisseau est une veine ou un lymphatique. Pour certains d'entre eux la réponse n'est pas douteuse, car on les injecte aussi par les voies ordinaires du sang, lorsqu'on pousse la masse dans l'aorte. Tel est le cas pour deux petits vaisseaux parallèles à l'aorte, déjà vus par quelques auteurs, mais que **Grynfeltt** (1902) a le premier bien décrits, et qu'il appelle les veines *juxta-aortiques*. Ces veines qui reçoivent le sang des parties latérales de la paroi dorsale de l'abdomen et de la veine porte suprarénale s'injectent facilement avec le plâtre ou le mercure poussés dans le plexus mésentérique. Comment cela peut-il s'expliquer? Les observations suivantes aideront peut être à élucider cette question. Lorsqu'on étudie sur des coupes en série le mésentère gastrique d'embryons de Torpille de grande taille (de 38 à 70 millimètres), on observe la disposition suivante : le mésentère est parcouru par une série de canaux flexueux, fréquemment anastomosés entre eux, et qui s'ouvrent en divers points sur la paroi ventrale des veines cardinales. Les embouchures de ces conduits sont toutes munies de replis ou de brides qui les rétrécissent plus ou moins et ressemblent parfois à des valvules. A quoi répondent ces canaux? Vraisemblablement aux lymphatiques qui formeront plus tard le plexus mésentérique.

En effet ce ne sont pas des veines, car on ne voit jamais chez l'adulte de veines traversant le mésentère pour venir s'ouvrir dans les veines cardinales, au moins dans sa partie postérieure, que l'on a plus spécialement en vue ici. J'ai poussé des injections très pénétrantes (bleu de Prusse dans l'eau) par le tronc de la veine porte et je ne les ai jamais vues passer dans les veines cardinales. Il y a bien une veine dans l'épaisseur du mésentère, mais elle ne se dirige pas de la veine porte vers les cardinales, elle va au contraire dans la veine porte dont elle est une branche afférente, née sans doute au sein du mésentère, aux dépens des capillaires sanguins de cette membrane. D'autre

part l'anastomose entre le sinus hépatique gauche et la veine cardinale (**Hochstetter** 88, p. 133) ne peut représenter à elle seule les très nombreux vaisseaux du mésentère embryonnaire. Donc puisque le mésentère de l'embryon est très riche en vaisseaux tandis que celui de l'adulte est très pauvre en vaisseaux sanguins, on peut vraisemblablement regarder les vaisseaux de l'embryon comme des lymphatiques, et puisque chez l'adulte les communications de ces derniers avec les veines sont reportées beaucoup plus en avant, il faut admettre que les orifices munis de replis par lesquels ils communiquaient avec les veines cardinales se sont refermés. Mais il peut se faire que dans la partie antérieure du mésentère certains des conduits que l'on observe chez l'embryon soient des veines, mélangées à d'autres canaux qui formeront les lymphatiques. Si un des lymphatiques débouche dans le tronc d'une de ces veines au lieu de s'ouvrir directement dans la veine cardinale, l'injection passera aisément du lymphatique dans la veine et se répandra dans la portion périphérique de celle-ci, et cela d'autant plus facilement que la distension des lymphatiques par l'injection peut comprimer la terminaison du petit tronc veineux dans son trajet à travers le mésentère, de telle façon que le bout périphérique de la veine offre une voie plus largement ouverte à l'injection que son bout central. C'est sans doute ainsi que l'on peut expliquer l'injection de certaines veines rachidiennes par les lymphatiques. Il faut ajouter encore que les veines en question offrent des caractères morphologiques un peu particuliers qui les rapprochent des vaisseaux lymphatiques et sur lesquels j'ai déjà appelé l'attention [**Vialleton** (1902)]. On comprend donc que cès veines aient été prises parfois pour des lymphatiques, et peut-être répondent-elles aux *vaso-lymphes sous-vertébraux* de **Jourdain** (68), mais leur nature veineuse a été mise hors de doute par **Grynfeltt** (1902).

Il faut examiner maintenant une autre question fort intéressante et très étroitement liée à l'histoire des lymphatiques intestinaux : c'est celle des communications entre la veine porte et les veines cardinales. Cette question, en apparence étrangère à l'étude des lymphatiques intestinaux, en est cependant insépa-

rable parce qu'il s'est établi une confusion entre le système chylifère et les veines pouvant relier le système porte aux veines cardinales.

On a vu p. 395 et 397 que, d'après **Hochstetter** et **Neuville**, le système spécial des canaux étendus de la surface du tube digestif aux veines cardinales constituerait une voie d'union entre les vaisseaux veineux de l'intestin et les veines cardinales. Cela n'est pas exact, au moins pour la Torpille, puisque ce système spécial n'est autre chose que le système lymphatique. Mais alors n'existe-t-il pas un passage du sang de la veine porte dans les veines cardinales, comme cela est classiquement admis (**Wiedersheim**, 90, p. 325, fig. 274)?

La question est fort complexe et il convient d'indiquer au moins brièvement ses termes principaux. Il existe chez certains Sélaciens une anastomose veineuse entre le système porte et la veine cardinale, et cette anastomose n'a rien à voir avec le système lymphatique. Elle est formée chez *Mustelus antarcticus* par une veine qui s'étend d'une branche de la veine porte, la *liéno-gastrique antérieure*, à la veine *spermatique* et qui établit, par l'intermédiaire de cette dernière, le passage d'une partie du sang de l'intestin dans la veine cardinale [**T.-J. Parker** (86, p. 708 et fig. B du texte)]. Ce tronc veineux anastomotique ne peut pas être confondu avec les canaux lymphatiques, car il ne naît pas sur la paroi intestinale pour se porter ensuite sur la glande génitale et de là vers les sinus de Monro, ce qui pourrait être le trajet d'un lymphatique, mais c'est un tube de raccord entre deux veines assez grosses, et il ne peut y avoir de doute sur sa nature. Je n'ai pas retrouvé cette anastomose chez un *Mustelus lævis* dont j'ai injecté la veine porte par son tronc commun. **Hochstetter** ne la mentionne pas non plus dans la même espèce (*loc. cit.*, p. 128-129).

Mais l'anastomose en question n'est pas la seule qui existe entre la circulation veineuse de l'intestin et les veines cardinales. **Neuville** signale chez *Scyllium catulus* un large vaisseau qui se détache de la région médiane antérieure de la paroi dorsale du corps et se dirige vers la face ventrale de l'ovaire, puis se ramifie tant sur la glande génitale que sur l'intestin spiral (p. 80-81 et

fig. 14 dans le texte). J'ai observé exactement la même chose chez un *Scyllium canicula* injecté en entier par l'aorte et dans lequel une veine née manifestement à la surface de l'intestin valvulé se dirigeait vers la glande génitale où elle s'anastomosait avec la veine spermatique, laquelle se jette, comme on sait, dans la veine cardinale. Ces veines nées sur l'intestin et débouchant dans les veines cardinales sont, au point de vue du passage direct du sang intestinal dans la circulation générale, plus importantes que l'anastomose signalée plus haut entre la liéno-gastrique antérieure et la spermatique. En effet étant donnée la très faible pression qui règne dans l'appareil circulatoire des Poissons (**Schönlein** et **Willem** [94, p. 452] indiquent une pression de 8 centimètres d'eau dans l'aorte abdominale de la Torpille), la marche du sang dans le système veineux ne doit pas être réglée d'une manière bien rigoureuse. Aussi, il est difficile de dire si le tronc anastomotique de **Parker** conduit une partie du sang intestinal dans les veines cardinales, ou si *vice versa* il n'amène pas dans la veine porte du sang pris à ces dernières, et il est probable que ces deux cas opposés peuvent se réaliser tour à tour suivant les variations locales de la pression sanguine. Mais pour les veines nées sur l'intestin il n'en est pas ainsi; elles doivent forcément conduire le sang de ce dernier dans les veines cardinales et elles constituent la voie la plus sûre pour le passage *direct* d'une partie du sang intestinal dans la circulation générale.

Chez la Torpille, il n'y a pas d'anastomose entre la veine porte ou ses branches et les veines cardinales. Il n'existe pas non plus de veines intestinales, passant de l'intestin à la veine cardinale directement, ou, comme cela s'observe chez *Scyllium*, par l'intermédiaire des veines génitales. Il est vrai que, chez la Torpille, les glandes génitales ont une situation très particulière dans la cavité abdominale et ne sont pas en rapport de voisinage avec l'intestin, mais des veines intestinales comme celles de *Scyllium* pourraient passer directement de l'intestin aux cardinales par le mésentère gastrique. Or, cela ne s'observe jamais. Dans cette espèce, tous les vaisseaux intestinaux superficiels appartiennent au système lymphatique.

On voit que les dispositions des vaisseaux intestinaux peuvent être assez variables et qu'il peut se présenter au moins trois cas principaux : 1° il existe un tronc veineux anastomotique entre une branche d'origine de la veine porte et les veines cardinales, par l'intermédiaire de la veine génitale ; 2° il existe des veines qui passent directement de l'intestin spiral dans la veine génitale, et de là dans les veines cardinales ; 3° il existe un système lymphatique qu'il ne faut pas confondre avec ces veines.

La description des lymphatiques du mésentère de l'embryon avancé de la Torpille que nous avons donnée ci-dessus, permet peut-être d'expliquer ces différentes manières d'être. En effet, les rapports de ces vaisseaux avec les veines cardinales conduisent à les regarder comme des bourgeons nés sur la face ventrale de ces veines dont ils se séparent ensuite pour la plupart. Il se pourrait que, dans d'autres espèces, tous ces bourgeons ne fussent pas destinés à devenir des lymphatiques, mais que certains d'entre eux fournissent des veines. Dès lors, on comprendrait facilement la disposition observée chez *Scyllium*, c'est-à-dire le passage de veines intestinales dans les veines cardinales — (l'emprunt des veines génitales pour arriver à celles-ci, est lié à la disposition des mésos péritonéaux qui exerce une si grande influence sur l'arrangement des gros troncs vasculaires intestinaux). — Et cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que la disposition des lymphatiques chez l'embryon représente sans doute la forme fondamentale d'où est sorti le système lymphatique aux dépens du système veineux. Il est probable en effet que les lymphatiques naissent sous la forme de bourgeons du système veineux qui, dans leur accroissement ultérieur vers la périphérie, se distinguent d'autres bourgeons veineux par une horreur absolue des vaisseaux sanguins avec lesquels ils évitent toujours de s'anastomoser [**Ranvier** (96[1], p. 578)]. Dès lors, il pourrait arriver que, chez les Sélaciens où le système lymphatique a fait vraisemblablement sa première apparition, la différenciation de ses vaisseaux fût en quelque sorte encore mal fixée, et que certains des bourgeons primitifs devinssent des veines dans quelques espèces, des lymphatiques dans d'autres.

Conclusions. — Lorsqu'on injecte, dans le mésentère gastrique de la Torpille, une substance très fluide comme le bleu de Prusse dissous dans l'eau, l'injection passe dans des canaux d'un calibre régulier, anastomosés entre eux de manière à former des plexus, qui la conduisent finalement dans un réseau de fins canalicules étendu sur toute la surface du tube digestif.

Le réseau formé par ces canalicules est indépendant de celui que dessinent les vaisseaux sanguins avec lequel il ne communique jamais, et offre des caractères propres qui le distinguent nettement de celui-ci. Avec les canaux anastomosés en plexus au sein du mésentère, il forme un tout continu, un appareil vasculaire particulier qui débouche dans le système veineux à l'extrémité antérieure des veines cardinales.

Les réseaux développés à la surface de l'intestin peuvent se diviser en *superficiels*, placés immédiatement sous le péritoine, entre celui-ci et la couche des fibres musculaires longitudinales, et en *profonds*, situés entre les muscles longitudinaux et la muqueuse. Ces derniers s'étendent jusqu'à une petite distance dans l'épaisseur de l'axe conjonctif de la valvule spirale, mais ils s'arrêtent bientôt et ne pénètrent jamais dans les plis qui revêtent la surface de la muqueuse intestinale. Cette disposition n'est du reste qu'un cas particulier de la loi bien connue d'après laquelle les vaisseaux lymphatiques ne s'avancent jamais aussi près de la surface des muqueuses que les vaisseaux sanguins, mais restent toujours en retraït par rapport à ces derniers.

La forme des réseaux, le mode de division et de réunion des vaisseaux qui les constituent, de même que la disposition de leurs voies efférentes sont absolument distincts de ce que l'on observe dans les réseaux vasculaires sanguins, et prouvent leur indépendance et leur individualité.

Les réseaux, tant superficiels que profonds, sont formés par des conduits à paroi très mince constituée uniquement par un endothélium. Ces conduits ont un calibre assez régulier, ils sont beaucoup plus volumineux, pour la plupart, que les capillaires sanguins. Partout ils forment des réseaux fermés qui ne communiquent pas avec les capillaires sanguins.

Cela s'observe aisément au cours même des injections, car on distingue toujours les veines superficielles remplies de sang et l'on ne voit jamais le bleu passer des réseaux dans ces veines. Mais la preuve la plus convaincante de l'absence de communication entre les différents vaisseaux de la surface de l'intestin, est donnée par l'examen histologique de préparations de la paroi intestinale montées à plat, après la double injection des lymphatiques au bleu et des veines au nitrate d'argent. Sur ces préparations on voit les vaisseaux des deux ordres, les uns colorés en bleu, les autres en brun rougeâtre, rester toujours distincts l'un de l'autre et s'enlacer étroitement sans se confondre nulle part.

Tous ces faits, rapprochés des connexions centrales des canaux que nous venons de décrire avec les veines cardinales, prouvent que ces canaux répondent réellement à des lymphatiques. Ils représentent la partie fondamentale du système lymphatique des Torpilles.

Index bibliographique.

89. Cuénot. — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. *Arch. de zool. expérimentale,* 2e série, t. VII, 1889.
39. Cuvier. — Anatomie comparée. 2e édition, t. VI, 1839.
27. Fohmann. — Saugadersystem der Wirbelthiere. 1827.
1902. Grynfeltt. — Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrénaux des Plagiostomes. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* (sous presse).
1774. Hewson. — Of the lymphat. system. In *Experim. Inquiries*, London, II, chap. vi, 1774.
88. Hochstetter. — Beiträge zur vergleich. Anat. und Entwickel. des Venensyst. der Amph. und Fische. *Morpholog. Jahrbuch*, XIII, 1888.
43. Hyrtl. — Sur les sinus caudal et céphalique des Poissons. *Ann. Sc. nat.*, t. XX, 1843.
67. Jourdain. — Sur le syst. lymph. de *Gadus morrhua. Ann. Sc. nat. Zool.*, t. VIII, 1867.
68. — Sur le syst. lymph. *Comptes rendus Acad. Sciences*, Paris, 1868.
80. — Lymph. des Poissons. *Comptes rendus Acad. Sc.,* Paris, 1880 (14 juin).
90. Laguesse. — Recherches sur le développ. de la rate chez les Poissons. *Journal de l'Anatomie*, t. XXVI, 1890.
67. Langer. — Ueber das Lymphgefäs. des Frosches. *Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissenschaft. Wien.*, Mathem. naturw. Classe, t. LV, 1re partie, 1867.
68. — Ueber das Lymphgefäs. des Frosches. *Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wissens. Wien*, Mat. naturw. Classe, t. LVIII, 1re partie, 1868.
24. Lauth. — Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux, etc. *Annales des Sciences naturelles*, t. III, 1824.

52. Leydig. — Beiträge zur mikr. Anat. und Entwick. der Rochen und Haie. Leipzig, 1852.
53. — Anat. histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin, 1853.
88. Mayer, P. — Ueber Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorg. der Selachier. *Mittheil. aus d. Zool. Station zu Neapel*, Bd VIII, 1888.
37. Meckel, J.-F. — Traité d'Anatomie comparée. Traduct. Schuster, t. IX, 1837.
59. Milne-Edwards, H. — Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'Homme et des Animaux, t. IV, 1859.
1787. Monro. — Bau und Physiol. d. Fische. Leipzig, 1787.
1901. Neuville, H. — Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et les Sélaciens. *Thèses de la Faculté des Sciences de Paris (Université)*, 26 mars 1901.
97. Oppel. — Lehrbuch der vergleichenden mikroskop. Anat., Bd II, 1897.
86. Parker, T.-J. — On the Blood-wessels of *Mustelus antarcticus*, etc. *Philosoph. Trans. of the Roy. Soc. of London*, t. CLXXVII, part. II, 1886.
85. Phisalix. — Rech. sur l'Anat. et la Physiol. de la rate chez les Icthyopsidés. *Thèses de la Fac. des Sc. de Paris*, 1885.
90. Pilliet. — Note sur la distrib. du tissu adénoïde dans le tube digestif des Poissons cartilag. *Comptes rendus Soc. Biologie*, 1890.
80. Pouchet. — Observ. et expér. sur la circ. lymphat. chez les Poissons pleuronectes. *Comptes rendus Soc. Biologie*, 26 juin 1880.
95[1]. Ranvier. — Morphologie du syst. lymph., etc. *Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CXX, 1895, p. 132-136.
95[2]. — Études morphologiques des cap. lymph., etc. *Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CXXI, 1895, p. 856-858.
95[3]. — Développement des vaisseaux lymph. *Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CXXI, 1895, p. 1105-1109.
96[1]. — Aberration et régression des lymph., etc., *Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CXXII, 1896, p. 578-580.
96[2]. — La théorie de la confluence des lymph., etc. *Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CXXIII, 1896, p. 970-975.
1900. Redeke. — Die sogenannte Bursa Entiana der Selachier. *Anat. Anzeiger*, t. XVII, 1900.
67. Robin, Ch. — Sur l'anatomie des lymphatiques des Torpilles, etc. *Journal de l'Anatomie*, t. IV, 1867.
80. Sappey. — Études sur l'appareil mucipare et le système lymphatique des Poissons. Paris, 1880.
94. Schoenlein et Willem. — Observat. sur la circ. du sang chez quelques Poissons. *Bullet. Sc. de la France et de la Belgique*, t. XXVI, 1894.
75. Semper. — Das Urogenitalsystem der Plagiostomen, etc. *Arbeit. aus der Zool. Instit. in Würzburg*, Bd II, 1875.
78. Trois, F. — Ricer. sul sistemà linf. del *Lophius piscatorius*. *Atti del R. Istituto veneto di Sc., Let. ed Arti*, vol. IV, série v, 1878.
80. — Ric. sul sist. linf. dell' *Uranoscopus scaber*. *Atti del R. Istituto veneto di Sc., Let. ed Arti*, vol. VI, série v, 1880.
81. — Ric. sul sist. linf. dei Pleuronettidi. *Atti, etc.*, vol. VII, s. v, 1881.
82. — Ric. sul sist. linf. dei Gadoidi. *Atti, etc.*, vol. VIII, série v, 1882.
1902. Vialleton, L. — Caractères lymphatiques de certaines veines chez quelques Squales. *Comptes rendus Soc. Biologie*, mars 1902.
90. Wiedersheim, R. — Manuel d'Anat. comparée des Vertébrés. Traduction française, 1890.

Explication des planches.

Planche XIII.

Fig. 1. — Tube digestif de *Torpedo marmorata* avec les lymphatiques injectés (ces derniers n'ont pas été représentés partout où ils peuvent exister). Grandeur naturelle. — *c. c.*, cordon cœliaque; *d.*, bord dorsal de l'intestin spiral; *e. g. p.*, épiploon gastro-pylorique; *es.*, estomac; *gl. r.*, glande rectale; *h. d.*, lobe droit du foie; *i. s.*, intestin spiral; *m. g.*, mésentère gastrique; *m. g. e. h.*, méso gastro-entéro-hépatique; *m. g. p.*, méso gastro-pylorique; *m. h.*, méso hépatique; *o*, orifice compris entre le bord droit de l'estomac, le méso gastro-pylorique et le méso gastro-entéro-hépatique; *ov.*, oviducte; *p.*, pancréas; *r. m.*, repli mésentérique; *t. p.*, tube pylorique; *v. b.*, vésicule biliaire.

Fig. 2. — Coupe longitudinale de la paroi intestinale de *Torp. marm.* avec une partie de la valvule spirale. Oc. 1, obj. 3, Nachet. — *a. s.*, artère de la spire; *ép.*, épithélium; *f. c.*, faisceau conjonctif; *l. p.*, lymphatique profond; *l. s.*, lymphatique superficiel; *l. v.*, lymphatique dans la valvule; *m. b.*, membrane basale; *m. l.*, fibres musculaires longitudinales; *m. t.*, fibres musculaires transversales; *p.* péritoine; *t. a.*, tissu adénoïde; *t. c.*, tissu conjonctif; *v.*, veine; *v. s.*, veine de la spire.

Planche XIV.

Fig. 3. — Lymphatiques superficiels du pancréas et de la rate de *Torp. marm.* injectés au bleu. Oc. 1, obj. 00, Vérick (dessin fait à la chambre claire et réduit de moitié). — *l. p.*, lymphatiques du pancréas; *l. r.*, lymphatiques de la rate; *v. s. r.*, vaisseau sanguin superficiel de la rate.

Fig. 4. — Vaisseaux sanguins de l'intestin spiral de *Scyllium canicula*, injectés par l'aorte à la gélatine colorée par le bleu de Prusse. Oc. 2, obj. 1 variable, allongé, Nachet. — *a.*, artère; *c. a.*, *c. a'.*, capillaires artériels; *c. v.*, capillaire veineux; *r. c.*, réseau capillaire sanguin; *v.*, veine.

Fig. 5. — Vaisseaux sanguins de la muqueuse intestinale de *Scyllium canicula* injectés par l'aorte au nitrate d'argent. Oc. 2, obj. 3, Nachet. — *a. p. i.*, artère de la paroi intestinale; *a. p. m.*, artère du pli muqueux; *a. s.*, artère de la spire; *c. p. m.*, réseau capillaire du pli muqueux; *v. p. i.*, veine de la paroi intestinale; *v. p. m.*, veine du pli muqueux; *v. s.*, veine de la spire.

Fig. 6. — Veines et lymphatiques de la paroi de l'intestin spiral de *Torp. marm.* vus de face. Les veines ont été injectées au nitrate d'argent, les lymphatiques au bleu soluble. Oc. 2, obj. 1, variable, allongé, Nachet

(dessin fait à la chambre claire et réduit d'un tiers). — *l.*, lymphatiques; *v.* grosses veines de la paroi; *v. p.*, veines profondes; *v. s.*, veines superficielles (péritonéales).

Fig. 7. — Lymphatiques de la paroi de l'intestin spiral de *Torpedo marm.*, injectés au bleu soluble, vus de face. Oc. 2, obj. 1, variable, allongé, Nachet (dessin fait à la chambre claire et réduit d'un tiers). — *l. p.*, lymphatiques profonds; *l. s.*, lymphatiques superficiels; *z. z.*, zone dans laquelle les mailles des lymphatiques sont toutes dirigées dans le même sens, horizontalement.

Fig. 2.

l.v.
f.c.
é.p.
v
m.b
t.a.
m.t.
m.t.
a.s.
l.p.
v.s.
m.l.
t.c.
l.s.
t.c.
p.
h.d.
e.s.
v.b.
m.g.c.h.
m.g
c.c.
o.
n.h.
m.g.p.
p.
d.
m.
v.
e.g.p.
d.r.
t.p.
i.s.

Fig. 1.

...ujet, del. Masson et C.ie, éditeurs. O. Cassas, lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.

Fig. 3.

Fig. 6.

Gouyet, del.

Fig. 4.

Fig. 5.

v
a
c.a'
v
V
p.m.
a.p.i.
v.p.i.
v.s.
a.p.m.
c.p.m.
v.p.m.
v.p.i
a.s.

Fig. 7.

l.s
l.p.
l.s
z
z.
l.p.

O. Cassas, lith.

STRUCTURE DU BULBE DU CŒUR; DU TRONC ARTÉRIEL ET DES VAISSEAUX

QUI PARTENT DE CE TRONC CHEZ QUELQUES BATRACIENS

Par **E. SUCHARD**

PLANCHES XV ET XVI.

Nous faisons usage dans ce mémoire du terme de bulbe du cœur, employé depuis quelques années par les anatomistes qui s'occupent du système vasculaire des Batraciens. Comme il est possible que cette dénomination ne soit pas universellement adoptée, nous devons, autant pour justifier notre manière de voir que pour tâcher d'éviter les confusions, indiquer par quels auteurs et pour quels motifs le terme, dont nous nous servons, a été introduit dans le langage anatomique.

Les auteurs anciens désignent sous les noms de bulbe aortique, bulbe artériel ou tronc artériel, la portion du cœur des Batraciens qui relie le ventricule aux troncs vasculaires artériels.

H. Stannius [1], qui résume très exactement les travaux antérieurs à 1850, emploie l'expression de tronc artériel tout en faisant remarquer que ce tronc, possédant des fibres musculaires et présentant des dilatations et des valvules, a tous les caractères d'un bulbe artériel.

E. Brücke [2], dans un mémoire classique dont nous aurons, à plusieurs reprises, l'occasion de parler, fait usage de la dénomi-

1. SIEBOLD et STANNIUS, *Nouveau manuel d'Anatomie comparée*, 1850 (trad. Spring et Lacordaire), t. II, p. 235 et 237.
2. E. BRÜCKE, Beiträge zur vergleichenden Anat. u. Phys. des Gefässsystems. *Denkschr. der Kaiserl. Akad. der Wissenschaften*, Vienne, 1852, t. III, p. 335.

Décembre 1902.

nation de bulbe artériel, qui paraît courante dans la nomenclature anatomique des Batraciens.

Gegenbaur[1], ayant observé dans le bulbe artériel des Sélaciens et des Ganoïdes une couche de cellules musculaires striées, nomma ce bulbe cône artériel, pour le distinguer du bulbe artériel des Téléostéens qui ne possède que des cellules musculaires lisses. Ayant ainsi établi une analogie entre le cône des Sélaciens et des Ganoïdes et le bulbe aortique des Amphibiens, cet anatomiste n'en conserva pas moins pour ces derniers animaux les dénominations anciennes. Les termes usités par **Gegenbaur** ont, par suite, été employés par tous les histologistes et les physiologistes qui se sont occupés de la Grenouille.

Sabatier[2], étudiant surtout le mécanisme de la séparation des deux sangs dans la Grenouille et le Crapaud, et ajoutant de nouvelles expériences aux anciennes expériences de **Brücke**, se sert des mêmes expressions que ce dernier anatomiste.

M. **Ranvier**, aussi bien dans ses *Leçons sur les appareils nerveux terminaux de la vie organique* que dans son *Traité technique d'Histologie*, emploie naturellement le terme de bulbe aortique qui avait cours à cette époque.

Il en est de même d'**Engelmann**[3], qui a montré que, contrairement aux assertions de **Löwit**, le bulbe aortique de la Grenouille ne possède pas de cellules ganglionnaires et que ses nerfs ont la même origine ganglionnaire que ceux du ventricule.

Les recherches de **Gegenbaur** ont été continuées et étendues par **Stöhr**, par **Boas** et enfin par **Langer**.

Stöhr[4], étudiant surtout les valvules du cône artériel, considéra, à cause de sa structure, ce cône comme un département du ventricule. Ce département, dit **Stöhr**, manque dans les Téléostéens et y est remplacé par du tissu conjonctif. En revanche,

1. Gegenbaur, Zur vergleichenden Anat. des Herzens. *Jenaische Zeitschrift*, II, 1866, p. 365, et *Manuel d'Anat. comparée* (trad. C. Vogt), p. 786 et 787.

2. A. Sabatier, Études sur le cœur et la circulation centrale dans la série des Vertébrés. *Thèse de la Fac. des Sc. de Montpellier*, 1873.

3. Th. W. Engelmann, Der Bulbus aortae der Froschherzens. *Arch. Pflüger*, Bd XXIX, 1882, p. 425.

4. Phil. Stöhr, Ueber den Klappenapparat in Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden. *Morph. Jahrb*, Bd II, 1876, p. 197.

chez ces derniers animaux, le tronc artériel est beaucoup plus développé et forme un bulbe artériel. Les travaux de cet auteur n'ayant pas pour objet les Batraciens dont nous nous occupons, il n'y a pas lieu d'y insister ici. Il n'en est pas de même de ceux de **Boas**.

Boas, après avoir montré que certains Clupéides [1] possèdent un cône artériel à cellules musculaires striées, qui, chez les autres Téléostéens, est remplacé par du tissu conjonctif, désigna sous les noms de cône artériel [2] la portion du bulbe aortique des Amphibiens qui touche au ventricule et de tronc artériel la partie périphérique de ce bulbe, intermédiaire au cône et aux gros vaisseaux. **Boas** fut donc le premier anatomiste qui changea les termes employés jusqu'alors, en s'appuyant sur des faits anatomiques. En effet, la portion du bulbe qu'il nomme cône dans les Amphibies est munie de cellules musculaires striées et par suite comparable au cône des Sélaciens et des Ganoïdes, tandis que celle à laquelle il donne le nom de tronc artériel, possédant des cellules musculaires lisses, est un vaisseau artériel.

A. Langer [3], quelques années après, analysant les travaux des auteurs précédents et étendant ses recherches aux Reptiles, conserve le terme de tronc artériel, mais se refuse à employer celui de cône pour les Amphibiens et les Reptiles. C'est, dit-il, afin d'éviter les confusions, et aussi pour tenir compte des données les plus récentes de l'embryologie. On sait, en effet, que les Amniotes, à un moment donné de leur développement, possèdent un cône formé aux dépens du tube cardiaque primitif. Ce cône, ainsi nommé par **Gegenbaur**, qui lui comparait le cône artériel des Sélaciens et des Ganoïdes, est en réalité, d'après les recherches des embryologistes modernes, **Koelliker** en particulier, un bulbe artériel. Il s'ensuit que si l'on employait le mot de cône chez les Reptiles qui sont des Amniotes, on serait en désaccord avec les embryologistes. Il n'y a donc, ajoute

1. J.-E.-V. Boas, Ueber d. Conus arteriosus bei *Butirinus* u. bei anderen Knochenfischen. *Morph. Jahrb*, Bd VI, 1880, p. 527.

2. Id., Ueber d. Conus arteriosus u. die Arterienbogen der Amphibien. *Morph. Jahrb*, Bd VII, 1882, p. 488.

3. Armin Langer, Ueber die Entwickelungsgeschichte des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien. *Morph. Jahrb.*, Bd XXI, 1894, p. 40.

Langer, qu'un parti à prendre, c'est d'abandonner l'expression de cône introduite par **Boas** dans la nomenclature anatomique des Amphibiens et de la remplacer par celle de *bulbus cordis*, bulbe du cœur, pour ne pas confondre ce bulbe des Amphibiens avec le bulbe artériel ou aortique des Téléostéens.

La manière de voir de **Langer** fut, quelques années après la publication du travail que nous venons de citer, adoptée par **E. Gaupp** [1], dans la deuxième édition d'un ouvrage classique, l'*Anatomie de la Grenouille* d'**Ecker** et **Wiedersheim**. **E. Gaupp**, après avoir analysé, comme nous l'avons fait rapidement ici, les travaux les plus importants publiés sur la question, considère comme **Langer** qu'il y a lieu de modifier les anciens termes et d'employer les mots de bulbe du cœur et de tronc artériel proposés par ce dernier anatomiste.

On voit donc, d'après ce que nous venons de dire, quelles sont les raisons qui nous ont amené à suivre l'exemple de **E. Gaupp** et à prendre la nomenclature nouvelle qui, en effet, paraît plus simple et plus précise que celle des anciens auteurs, car elle distingue, dans le bulbe artériel des anciens anatomistes, deux portions qui diffèrent par leur structure.

Grenouille. — Si les auteurs que nous venons de citer décrivent avec détails la configuration du bulbe du cœur des Amphibiens, la cloison qui le divise, la forme et la disposition des valvules, ils ne donnent relativement que peu d'indications sur la structure des parois de cet organe. Cela se conçoit aisément, car cette étude n'était pas indispensable à leurs recherches qui avaient surtout pour objet l'innervation du bulbe du cœur, le rôle de ce bulbe dans le phénomène de la séparation des deux sangs ou encore les analogies qu'il présente avec le cône artériel des Ganoïdes et des Sélaciens.

Sabatier [2], qui résume les travaux des anciens anatomistes, et particulièrement ceux de **Brücke**, s'exprime ainsi qu'il suit :

« Les parois du bulbe de la Grenouille sont formées à l'intérieur d'une couche épithéliale interne, reposant sur une

1. A. Ecker's u. R. Wiedersheim's, Anat. des Frosches, 2e édit. 1899, par E. Gaupp, 2e partie, 2e fascicule, p. 253.
2. *Op. cit.*, p. 16.

lame de tissu élastique. Mais, ce qui constitue la plus grande partie des parois relativement très épaisses du bulbe, c'est une couche considérable de fibres musculaires circulaires. Ces fibres présentent ceci de particulier qu'elles peuvent être considérées comme des termes moyens entre les fibres lisses et les fibres striées. Vues avec de forts grossissements, elles représentent en effet des fibres cylindriques distinctes, pourvues de contours très délicats, avec de légers renflements par places. Elles ont des noyaux allongés que l'acide acétique met à nu, et dont il accuse la forme en bâtonnets; enfin, ces cylindres primitifs, d'un diamètre moindre que celui des fibres striées, présentent de nombreuses et très apparentes ponctuations formant par places de légères striations obliques tantôt régulières, tantôt irrégulières. En somme, ces fibres ressemblent assez bien aux fibres striées dans les premières périodes de leur formation, alors que les faisceaux primitifs, peu volumineux, n'ont pas encore acquis partout un diamètre uniforme et ne présentent que des traces un peu irrégulières de striation.

« Cette couche musculaire continue n'a pas du reste partout une épaisseur uniforme; mais, au niveau du rétrécissement ventriculaire ou postérieur du bulbe, elle forme un épaississement remarquable, et constitue là un anneau musculaire puissant, qui s'étend en diminuant d'épaisseur vers l'extrémité antérieure. Autour de cette couche musculaire, le bulbe présente une couche adventice composée de tissu conjonctif et de très fines fibres élastiques entre-croisées dans tous les sens. »

Sabatier ne donne d'ailleurs aucune indication sur la constitution du tronc artériel.

Boas, dans un travail cité plus haut[1], insiste sur les caractères différents que présentent, à l'examen à l'œil nu et au microscope, le bulbe du cœur (cône de Boas) et le tronc artériel de la Salamandre terrestre. Les cellules musculaires du cône sont, dit-il, comme dans le reste du cœur des cellules musculaires striées soudées à leurs extrémités, au lieu que les cellules du tronc artériel sont des fibres musculaires lisses. Cet

1. J.-E.-V. Boas, Ueber den Conus arteriosus, etc. *Morph. Jahrb.*, 1882, Bd VII, p. 488.

auteur ne donne aucun détail sur la structure du tronc et des vaisseaux qui en partent; mais, en revanche, il s'étend sur l'historique de la question et décrit la disposition des valvules du bulbe et celle des arcs aortiques dans la Salamandre maculée, les Tritons, les Grenouilles et l'Axolotl à l'état adulte et à l'état larvaire.

Engelmann[1] n'ajoute aucune donnée aux précédentes. Il insiste seulement sur le fait que, dans le bulbe du cœur, les prétendues cellules ganglionnaires de **Löwit** ne sont que des cellules épithéliales, des cellules conjonctives et des cellules ramifiées de cartilage.

A. Langer[2] pour les Amphibiens adultes n'ajoute aucun détail de structure aux descriptions de **Boas**.

H. Martin[3], reprenant les travaux de **Sabatier**, signale dans la cloison, aussi bien que dans la couche interne du bulbe, la présence de cellules ramifiées de cartilage. Pour ce qui est des cellules musculaires striées, il dit que la couche circulaire qu'elles forment n'est complète qu'au voisinage du ventricule et que, à l'extrémité périphérique du bulbe, cette couche, composée à ce niveau de cellules musculaires obliques se termine en bec de flûte. **H. Martin** ne fait pas mention de la structure du tronc artériel, que, d'ailleurs, suivant les dénominations des anciens auteurs, il confond avec le bulbe.

E. Gaupp[4], pour le bulbe de la Grenouille, n'ajoute rien aux descriptions de **Boas** et de **Langer**, dont il confirme l'exactitude.

Nous devons dire que, pour tout ce qui touche à la conformation extérieure et intérieure du bulbe et du tronc des Amphibiens, les faits signalés par ces auteurs nous paraissent bien établis; mais, comme on le voit, la structure du tronc, le mode d'union de ce tronc avec le bulbe, sont négligés dans les travaux que nous venons d'indiquer. C'est cependant un point important de l'anatomie du système vasculaire.

Le bulbe du cœur de la Grenouille, *R. esculenta* et *R. tempo-*

1. Engelmann, *loc. cit.*
2. A. Langer, *loc. cit.*
3. H. Martin, Recherches anatomiques et embryologiques sur les artères coronaires du cœur chez les Vertébrés. *Thèse de la Fac. de Méd. de Paris*, 1894, p. 40.
4. *Loc. cit.*

raria, possède une paroi relativement épaisse à laquelle on peut distinguer trois couches. La couche externe de ce petit organe, couche péricardique, est formée de tissu connectif diffus. Sa couche moyenne comprend des cellules musculaires striées disposées circulairement et formant ainsi un véritable myocarde. Ces fibres peuvent, dans une certaine mesure, être comparées à celles du ventricule de ces animaux. Nous n'y insistons pas, ce travail n'ayant pas pour but l'histologie comparée de la cellule musculaire cardiaque; mais nous devons ajouter que, comme l'indique **H. Martin**, l'anneau formé de cellules musculaires striées est interrompu au-dessus des valvules de l'extrémité périphérique de l'organe et qu'à ce niveau les cellules musculaires sont plus ou moins obliques.

La couche interne du bulbe du cœur de la Grenouille, couche endocardique, est mince au voisinage du ventricule. Elle s'épaissit à mesure que l'on se rapproche du tronc artériel et se relie à la couche péricardique par des travées qui traversent la couche musculaire; elle forme non seulement la cloison et les valvules du bulbe, mais encore la charpente du tronc artériel. Dans ses parties minces, c'est-à-dire au voisinage du ventricule, la couche interne du bulbe est constituée par des faisceaux connectifs et des cellules connectives; mais, un peu plus loin, à mesure que l'on se rapproche des valvules qui séparent le tronc du bulbe, cette structure se complique. En ces points, la couche endocardique est limitée en dehors par une couche de tissu connectif dont quelques faisceaux, passant entre les cellules musculaires striées de la couche moyenne, forment les travées indiquées plus haut et vont concourir à l'édification de la couche péricardique. Ce tissu est indiqué par une bande très nette dans les coupes. En dedans de cette couche, on voit des réseaux élastiques plus ou moins nombreux disposés concentriquement par rapport à l'axe du bulbe et unis les uns aux autres par des fibres anastomotiques. Les espaces compris entre les réseaux élastiques sont comblés par de la substance connective amorphe, des cellules et des faisceaux connectifs. En quelques points, la substance connective est remplacée par de la substance cartilagineuse et les cellules sont alors des cellules ramifiées de carti-

lage. Des réseaux élastiques, partent des fibres très nombreuses qui s'en vont dans la cloison et dans les valvules. La cloison se trouve ainsi formée en grande partie de cartilage élastique, ce qui n'est pas sans importance au point de vue des fonctions de cette partie du bulbe. Les valvules, en quelques points de leur étendue, présentent la même structure, de sorte que, à part la présence des fibres élastiques, nos observations sont en rapport sur ce point avec celle de Boas[1], sur les valvules et le bulbe de la Salamandre maculée.

Au niveau des valvules de l'extrémité périphérique du bulbe, et en amont de ces valvules, les réseaux élastiques se disposent d'une manière régulière; dans les coupes, leur aspect rappelle celui des coupes des lames élastiques des vaisseaux des Mammifères. Entre ces réseaux reliés les uns aux autres par des fibres anastomotiques, on voit apparaître des éléments nouveaux, des cellules musculaires lisses qui sont placées dans les intervalles compris entre deux lames. Ces cellules musculaires sont généralement transversales par rapport à l'axe du bulbe. A mesure que l'on se rapproche du tronc, elles augmentent de nombre et, au niveau des sinus des valvules, le bulbe aortique de la Grenouille est constitué comme l'indique la figure 1 de la planche XV. On y observe, en allant de dedans en dehors : l'endothélium reposant sur un premier réseau ou lame élastique, puis une couche de cellules musculaires circulaires, un réseau élastique, une couche connective, un réseau élastique, une deuxième couche musculaire, etc., enfin le dernier réseau élastique, du tissu connectif, la couche de cellules musculaires striées, le tissu connectif péricardique.

On voit donc, par l'exposé de sa constitution anatomique, que le bulbe du cœur de la Grenouille comprend, à son extrémité périphérique, un péricarde, un myocarde et un endocarde. Cet endocarde présente en ces points la structure d'un vaisseau du type élastique.

En aval des valvules, le myocarde disparaît comme il a été dit plus haut; les deux couches interne et externe arrivent au

1. J.-E.-V. Boas, *op. cit.*, Ueber den Conus, etc., der Amphibien, p. 491.

contact l'une de l'autre, le tronc artériel se forme sans que la constitution de ses deux couches soit modifiée. A mesure que l'on se rapproche de l'origine des deux troncs pairs, les couches musculaires, les réseaux élastiques et les couches connectives augmentent de nombre. Nous verrons plus loin ce qui se produit au niveau des cloisons; mais nous devons dès maintenant insister sur ce fait, qui n'est assurément pas sans importance, à savoir que la séparation du bulbe du cœur et du tronc artériel de la Grenouille n'a pas lieu d'une manière brusque; mais qu'il y a, pour ainsi dire, pénétration du tronc dans le bulbe, le tronc se formant dans le bulbe et constituant, dans une certaine étendue du bulbe, l'endocarde de ce dernier.

Si l'on examine la vascularisation du bulbe du cœur de la Grenouille, on constate que les vaisseaux y sont disposés comme dans le cœur des Mammifères, c'est-à-dire que le myocarde possède des vaisseaux, alors que l'endocarde n'en possède pas, soit que ce dernier soit simplement composé de tissu connectif, soit qu'il présente la configuration d'un vaisseau. Les capillaires de ce myocarde bulbaire affectent la disposition générale que présentent les capillaires du muscle cardiaque des Mammifères, quoique leurs branches anastomotiques transversales soient assez irrégulières. Jamais ils ne franchissent la bande de tissu connectif qui sépare, de l'endocarde, les cellules musculaires striées (voir fig. 1, pl. XVI).

Il s'agit donc bien là de capillaires musculaires et non pas simplement de *vasa vasorum*, comme le croyait Hyrtl[1]. Malgré cela, les lois générales formulées par cet anatomiste sur la vascularisation du cœur des Amphibiens et des Poissons s'appliquent parfaitement au cœur et au bulbe de la Grenouille. Hyrtl, en effet, après avoir constaté la présence de vaisseaux dans la couche corticale non spongieuse du cœur des Amphibiens écailleux (Sauriens, Chéloniens et Ophidiens), arrive aux conclusions suivantes : « L'absence totale et partielle de vaisseaux dans le cœur des Amphibiens tient à la structure caverneuse de la paroi du cœur de ces animaux ». Ces données

1. Hyrtl, Vorlaüfige Anzeige ueber gefaesslose Herzen. *Comptes rendus des séances de l'Acad. des Sc. de Vienne*, t. XXXIII, 1859, p. 572.

s'appliquent parfaitement au cœur de la Grenouille, si l'on considère que le bulbe en est un département dont le myocarde assez dense possède des capillaires musculaires, alors que les parties spongieuses du cœur en sont dépourvues [1].

Nous avons, d'ailleurs, toujours trouvé dans la Grenouille et dans le Crapaud, l'artère du bulbe partant, comme l'indique Hyrtl, du tronc carotidien du côté droit avant la séparation apparente des deux troncs pairs. Nous avons vu aussi, comme Hyrtl, le réseau capillaire des sillons bulbo-ventriculaire et bulbo-cardiaque alimenté par des branches de l'artère du bulbe. Ces capillaires, ainsi du reste que ceux du myocarde du bulbe, aboutissent à des veines dont Hyrtl a indiqué la véritable signification. L'exactitude de ces faits est d'ailleurs confirmée par les auteurs classiques et en particulier par E. Gaupp [2], aussi n'y a-t-il pas lieu d'y insister.

Nous devons cependant ajouter que le réseau capillaire occupant le sillon bulbo-cardiaque s'étend plus ou moins sur la surface des oreillettes gauche et droite. Cette partie du réseau, autant à cause de la forme de ses mailles que parce qu'un nombre très notable de ces dernières contient des cellules adipeuses, nous a paru destinée au pannicule adipeux occupant le sillon et remontant plus ou moins sur les oreillettes.

Nous devons aussi indiquer la disposition affectée par l'artère de Hyrtl au niveau de son point de départ dans la paroi ventrale du tronc carotidien du côté droit. Cette artère part de son tronc d'origine, avant que les deux troncs pairs soient extérieurement séparés, comme le montrent très bien les coupes figurées par E. Gaupp [3]; mais, pour se rendre compte plus exactement des rapports réciproques des deux vaisseaux, il est avantageux d'examiner d'autres préparations faites après injection vasculaire. Ces vaisseaux s'injectent facilement, soit en plaçant la canule dans un des troncs pairs ou dans la grande veine abdo-

1. Nous n'étudions dans ce travail que les vaisseaux du muscle cardiaque. C'est pour cette raison que nous ne parlons pas du réseau capillaire destiné aux cellules ganglionnaires appendues au nerf cardiaque postérieur dans son trajet sur le sinus veineux. Ce réseau a été signalé et décrit par M. Ranvier (L. Ranvier. *Leç. d'anat. gen. cœur sanguin, cœurs lymphat.*, etc., 1880, p. 106).
2. E. Gaupp, *op. cit.*, p. 280, 281, 382, 412.
3. *Op. cit.*, p. 280.

minale, comme le faisait **Hyrtl**[1], soit par le ventricule, comme le pratique **H. Martin**[2]. L'injection terminée, et les organes étant fixés, comme il convient, par un séjour de vingt-quatre heures dans un bichromate alcalin, on peut ouvrir le bulbe, le tronc et les gros vaisseaux à l'aide d'incisions intéressant leur face dorsale. Après coloration à la purpurine, la préparation maintenue étalée sur une lame de liège et à l'aide d'épingles est fixée par l'alcool, déshydratée par l'alcool absolu, puis éclaircie et montée en cellule dans la résine Dammare, la face interne du bulbe tournée du côté de l'observateur.

Cette préparation, obtenue par dissection, montre les rapports des parties beaucoup mieux que ne le feraient des coupes microscopiques en série. En l'examinant à un grossissement très faible, on voit que l'artère du bulbe est à son origine comprise dans la paroi ventrale[3] du canal carotidien du côté droit. L'ouverture de cette artère, creusée dans cette paroi, est limitée en arrière par une languette[4] dont le bord concave regarde en avant. En arrière, le vaisseau se détache et se dirige vers le bulbe. On conçoit que, par suite de cette disposition anatomique, le sang ne puisse pénétrer dans l'artère du bulbe que lorsque le tronc carotidien est bien rempli en aval de l'orifice. Cette dernière condition ne se trouvant réalisée que quand le tronc carotidien charrie du sang rouge (à la fin de la contraction du ventricule) il s'ensuit que c'est précisément la forme et la situation de l'orifice d'entrée de l'artère du bulbe qui assurent la nutrition de la paroi de cet organe.

L'étude du point de départ de l'artère de Hyrtl nous explique aussi comment **H. Martin**[5] a pu arriver à des conclusions différentes de celles de **Hyrtl**, au sujet des vaisseaux du cœur de la Grenouille. **H. Martin** décrit dans la Grenouille verte (*R. esculenta*) une artère coronaire du bulbe partant du ventricule et émettant des branches destinées au bulbe, aux oreillettes et au

1. *Loc. cit.*
2. H. Martin, *op. cit.*, p. 45.
3. Supérieure si l'on suppose l'animal couché sur le dos, la tête en avant.
4. Cette languette est en réalité un éperon vasculaire vu à plat dans la préparation.
5. H. Martin, *op. cit.*, p. 45 et suiv.

ventricule. En lisant la description donnée par **H. Martin** et en examinant ses dessins, on est frappé de voir que le vaisseau qu'il représente figure 15 est précisément l'artère de Hyrtl cheminant sur le tronc artériel sans émettre de branches, et que le vaisseau de la figure 14 occupe la place de la veine postérieure du bulbe au moment où elle se forme dans le sillon bulbo-ventriculaire, à la face dorsale du cœur. Si l'on se reporte ensuite aux indications données par **H. Martin** sur les procédés d'injection qu'il emploie, on voit que, procédant comme il le faisait, il devait forcément injecter l'artère de Hyrtl. Nous avons vu, en effet, que les préparations dans lesquelles on peut voir l'origine et suivre le trajet de ce vaisseau montrent que cette origine a lieu dans le canal carotidien droit encore contenu dans le tronc artériel divisé en six canaux. Si donc on lie isolément, comme le faisait **Martin**, chacun des troncs pairs et qu'on introduise la canule dans le ventricule, la masse d'injection passe forcément dans l'artère de Hyrtl ; c'est même un des meilleurs procédés pour réussir cette injection partielle. Le deuxième procédé employé par **Martin** consiste à injecter le bulbe par le ventricule après avoir placé une ligature à l'extrémité périphérique du tronc artériel. Étant donné que l'éperon placé à la naissance du vaisseau présente une concavité regardant en avant, il est aisé de comprendre qu'une ligature placée même sur le tronc immédiatement avant sa bifurcation n'empêche en rien le passage de la masse d'injection dans l'artère du bulbe.

L'ouverture de la coronaire signalée par **H. Martin** est, dit-il, munie d'une valvule ou plus exactement de faisceaux trabéculaires très rapprochés et disposés en travers de l'orifice. Il s'agit là, suivant toute apparence, non pas d'un vaisseau, mais d'une des nombreuses cavités ménagées entre les travées musculaires du ventricule de la Grenouille.

Quant aux capillaires signalés par le même auteur dans le ventricule de la Grenouille, ce sont évidemment les plus petites cavités de cette éponge vasculaire sanguine[1]. Ce sont ces petites cavités qui ont été désignées sous le nom de fentes de nutrition

1. L. Ranvier, *Traité technique d'Histologie*, 2e édition, p. 421.

(Nährspalten) par **Pohl-Pincus** [1] et qui, d'après cet auteur, jouent le rôle physiologique de capillaires sanguins, parce que, comme il le fait observer, elles se remplissent au moment où le ventricule est chargé de sang artériel.

Il semble donc que **H. Martin** est arrivé aux mêmes résultats que **Hyrtl**, mais qu'il a tiré de ses observations des conclusions différentes.

Pour en revenir au tronc artériel, nous devons dire que, autant que l'on en peut juger par nos préparations, sa structure est la même dans toute son étendue. Des couches de cellules musculaires lisses comprises entre deux lames élastiques alternent avec des couches connectives pour former sa paroi. Au niveau de l'insertion des cloisons qui divisent ce tronc, on observe des cellules musculaires longitudinales. Les cloisons elles-mêmes présentent la même constitution que le tronc artériel. Les troncs pairs, gauche et droit, qui partent de l'extrémité périphérique du tronc artériel ont la même structure que ce dernier. Ils sont d'ailleurs déjà formés, à l'extrémité du tronc, avant leur bifurcation apparente. Il en est de même de leurs cloisons qui ont la même constitution dans les troncs pairs et dans le tronc impair commun (fig. 8 de la pl. XV).

C'est l'examen des coupes comprenant ces cloisons qui peut, dans une certaine mesure, nous aider à comprendre comment il se fait que, dans ces cloisons, les éléments connectifs soient ainsi mêlés aux éléments musculaires. En effet, les deux faces de ces cloisons étant en contact avec le sang, chaque cloison est en réalité formée par les parois adossées de deux artères du type élastique. S'il n'y avait comme parties constituantes de ces vaisseaux que des éléments musculaires et élastiques, leur friabilité serait excessive. Le tissu connectif interposé aux éléments contractiles est une charpente solide qui remplace deux tuniques externes adossées.

Lorsque, de chaque côté, le canal carotidien, l'aorte et le tronc pulmo-cutané sont séparés et forment ainsi des vaisseaux distincts, la constitution de la paroi de ces artères ne se modifie pas. (fig. 3 de la pl. XV).

1. Pohl-Pincus, Ueber die Muskelfasern des Froschherzens. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXIII, 1884, p. 500.

Crapaud. — Dans le Crapaud commun, *Bufo vulgaris*, le bulbe du cœur, le tronc artériel, les deux troncs pairs et les trois vaisseaux qui partent de chacun de ces deux troncs présentent les mêmes caractères de structure que dans *Rana temporaria* et *R. esculenta.* Le myocarde du bulbe reçoit, dans le Crapaud, des capillaires formés par les branches de l'artère du bulbe; le tronc artériel pénètre dans le bulbe dont il forme l'endocarde, au niveau des valvules périphériques du bulbe.

L'artère du bulbe est plus volumineuse et son origine plus rapprochée du cœur dans le Crapaud. Dans tous les animaux que nous avons examinés, le tissu connectif de toutes ces parties du système vasculaire était plus dense et plus épais chez le Crapaud que chez la Grenouille. Nous avons aussi trouvé le tissu cartilagineux plus abondant dans le premier de ces Batraciens. Nous n'insistons pas sur ces différences qui semblent ne pas présenter une grande importance.

Salamandre maculée. — Dans la Salamandre maculée, nos observations nous ont amené aux mêmes conclusions générales. Le bulbe du cœur de cet animal a été très bien étudié au point de vue de sa configuration et de ses valvules par Boas[1], qui a, de plus, étendu ses observations au tronc artériel et aux vaisseaux qui en partent. Mais cet anatomiste ne donne que peu de détails de structure.

Malgré les différences de forme qui distinguent le bulbe et le tronc de la Salamandre maculée des mêmes organes de la Grenouille, les mêmes éléments s'y observent et, d'une manière générale, disposés dans le même ordre. Les cellules musculaires striées du bulbe du cœur de la Salamandre forment un véritable myocarde assez dense muni de capillaires musculaires. L'endocarde de l'organe ne possède pas de vaisseaux. De même que dans la Grenouille, le tronc artériel se forme dans le bulbe, de telle sorte que le tronc, déjà divisé en sept ou huit canaux, est entouré d'une couche de cellules musculaires striées. Ce fait s'observe aisément dans des coupes transversales, comme celle qui est représentée figure 6, planche XV. Les capillaires sanguins,

1. J.-E.-V. Boas, *op. cit.*, Ueber den Conus arter., etc., der Amphibien, p. 488.

ainsi qu'on le constate dans des préparations faites après injection vasculaire du système sanguin de l'animal, ne pénètrent pas dans le tronc ainsi engainé. Nous n'insistons pas sur l'endocarde du bulbe avant la formation du tronc, ni sur la structure des valvules, nos recherches ayant abouti aux mêmes résultats que ceux des travaux de **Boas** et de **E. Bethge**[1]; mais nous devons ajouter que l'on observe, à l'extrémité périphérique du bulbe, des cellules musculaires striées disposées en faisceaux longitudinaux occupant le milieu de sa face dorsale et de sa face ventrale et s'avançant jusqu'à la division du tronc.

Le tronc a d'ailleurs sensiblement la même structure que celui de la Grenouille et du Crapaud. Il est constitué par des couches musculaires circulaires alternant avec des couches connectives et séparées de ces dernières par des lames élastiques. Au niveau de l'insertion des cloisons, les cellules musculaires sont longitudinales. Les sept ou huit troncs vasculaires qui partent du tronc artériel sont constitués de la même manière que le tronc commun dans lequel ils se forment. Il nous a semblé toutefois que, dans ces vaisseaux, les couches connectives alternant avec les couches musculaires étaient moins épaisses chez la Salamandre que chez la Grenouille et le Crapaud.

Triton crêté. — Dans le Triton crêté, la structure du bulbe du cœur est, toutes proportions gardées, la même que dans la Salamandre maculée. On y observe aussi la pénétration du tronc dans un bulbe muni de capillaires musculaires; de même, des faisceaux musculaires striés longitudinaux cheminent sur la face ventrale et dorsale du tronc artériel qui, ainsi que les arcs vasculaires qui en partent, est constitué comme dans la Salamandre[2].

Nous avons employé pour la confection des préparations obtenues par coupes, sans injection vasculaire préalable, la

1. Émil Bethge, Das Blutgefaesssystem von *Salamandra maculata*, *Triton cristatus* und *Spelerpes fuscus*. *Dissertat. inaug.*, Halle, 1898.
2. Nous ne parlons dans ce travail que de la structure des vaisseaux ou arcs qui partent du tronc artériel. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que notre description soit différente de celle que donne **Karl Camillo Schneider** (Lehrb. der vergl. Histologie der Tiere. Iena, 1902, p. 828) et qui, d'après lui, s'applique à l'aorte et à toutes les artères de la Salamandre. **Schneider** s'exprime comme il suit : « La paroi de l'aorte et des autres artères de la Salamandre se

méthode de la dessiccation qui a donné à M. **Ranvier**[1] de si remarquables résultats dans l'étude du système vasculaire, méthode qui, autant que nous avons pu en juger par la lecture des travaux publiés sur la question, n'avait pas encore été employée dans l'étude du bulbe du cœur et des gros vaisseaux des Batraciens. Nos préparations pouvaient, par suite, être comparées à d'autres préparations du système artériel des Vertébrés obtenues par le même procédé. C'est ainsi que nous avons été frappé des analogies que l'on peut observer entre la structure de l'aorte du Poulet décrite par M. **Ranvier** dans ses leçons de 1892 et celle des gros vaisseaux des Batraciens dont nous venons de parler. La tunique moyenne de l'aorte du Poulet est formée, en effet, comme l'a montré M. **Ranvier**, de membranes musculaires comprises dans un treillis connectif fort riche en réseaux et en fibres élastiques. Il en est de même, ainsi que nous avons pu nous en assurer, de l'aorte du Pigeon et de l'artère pulmonaire du Poulet et du Pigeon. Les parties élastiques et connectives de la charpente de ces vaisseaux, dans les Oiseaux, paraissent représenter les couches connectives et les réseaux élastiques des mêmes troncs vasculaires des Batraciens, de telle sorte que, dans l'échelle, le type vasculaire des Batraciens persiste dans les Oiseaux. La présence d'une quantité relativement considérable de tissu connectif placé entre les couches musculaires de leur paroi semble devoir assurer la solidité des vaisseaux dont nous parlons. Peut-être cette condition est-elle nécessitée par le peu de soutien que leur offre le tissu connectif diffus qui les entoure, et cela aussi bien dans les Batraciens que dans les Oiseaux. C'est là une hypothèse que l'on peut faire, mais qui, pour être définitivement admise, devait être appuyée sur un nombre plus considérable de faits.

D'après tout ce que nous venons de voir, il est évident que,

compose d'un endothélium (vasothélium), d'une fine lamelle limitante (intima), d'une couche unique de cellules musculaires circulaires (media) et d'une couche mince de tissu conjonctif à faisceaux longitudinaux (externa ou adventitia) qui se perd dans le tissu connectif voisin, etc. » On voit que pour **Schneider** ces vaisseaux appartiennent au type musculaire.

1. L. Ranvier, *Traité technique d'Histologie*, 2e édition, p. 427.

dans les Batraciens, les troncs vasculaires partis du tronc artériel, ainsi que ce tronc artériel lui-même, sont des vaisseaux du type élastique. Étant donné qu'il existe des analogies frappantes entre le cône des Sélaciens et le bulbe du cœur des Batraciens, il était intéressant de savoir si le tronc, qui fait suite au cône chez ces Poissons, appartient au même type. Nous avons pu constater dans des préparations de tous points comparables à celles que nous avions faites des Batraciens que le tronc artériel des Rajides (*Raja batis* et *Raja clavata*) est aussi un vaisseau du type élastique. Il n'en est pas de même du tronc qui fait suite au bulbe artériel des Téléostéens. Ce vaisseau, dans *Clupea harengus* et *Esox lucius*, est un vaisseau du type musculaire. Or, on sait que le bulbe des Téléostéens est un organe particulier dont la paroi est en majeure partie composée de cellules musculaires lisses. Il s'ensuit que les gros vaisseaux partis du cœur ou d'un de ses départements ne sont des vaisseaux du type élastique que lorsqu'ils font suite à une partie cardiaque proprement dite, c'est-à-dire munie de cellules musculaires striées. Si, au contraire, il se trouve entre le cœur et le tronc vasculaire un organe muni de cellules musculaires lisses, comme le bulbe artériel des Téléostéens, il semble que cet organe puisse assurer la régularisation du courant sanguin, comme le feraient des vaisseaux du type élastique.

Valvule de Brücke. — Nous n'étudierons pas dans ce mémoire le ganglion carotidien, les résultats de nos recherches à ce sujet étant sensiblement les mêmes que ceux des travaux de **Boas** [1], de **Maurer** [2] et de **Zimmermann** [3].

Il n'en est pas de même de la valvule de Brücke, dont la structure nous a semblé incomplètement décrite par les auteurs dont nous avons pu consulter les ouvrages. Cette valvule a été signalée en 1852 par **Brücke** [4] dans la Grenouille et le Crapaud. Voici d'ailleurs la description de Brücke pour la Grenouille :

1. J.-E.-V. Boas, Beiträge zur Angiologie der Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd VIII, 1883, p. 169.
2. Maurer Fr., Schildrüse, Thymus u. Kiemenreste der Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd XIII, 1888, p. 296.
3. Wilhelm Zimmermann, Ueber die Carotidendrüse von *Rana esculenta*. *Inaug. Dissert.* Berlin, 1887.
4. E. Brücke, *op. cit.*, p. 356.

« A la hauteur de la glande carotidienne et, au point où le canal aortique se recourbe pour former l'arc aortique, se trouve, dans ce canal aortique, une valvule inconnue jusqu'ici et d'une nature particulière. Cette valvule a la forme d'une ellipse de laquelle on aurait enlevé un morceau à une extrémité d'insertion du grand axe de l'ellipse; cette ellipse est fixée à ses bords antérieur, supérieur et postérieur, de sorte que son bord libre regarde le cœur. La valvule est disposée de telle sorte que, quand le sang la frappe, elle ferme en partie la lumière du vaisseau. Quelque paradoxale que paraisse cette valvule, on verra plus tard qu'elle joue un rôle important et facile à comprendre dans la mécanique de la circulation, parce que, comme la glande carotidienne, elle peut être un obstacle au cours du sang. »

Après cette description de sa valvule, **Brücke** signale un fait anatomique inconnu jusqu'alors, savoir l'origine de l'artère laryngée. « Cette artère, dit **Brücke**, part de l'aorte en amont de la valvule, dans l'angle que fait cette valvule avec la paroi de l'aorte et, à cause de l'obstacle opposé au cours du sang par la valvule, elle est exposée, plus qu'aucune autre artère du corps, au choc immédiat de l'ondée sanguine. »

Brücke donne des dessins de cette valvule dans la Grenouille figures 14 et 15, planche XXIII de son ouvrage; il l'indique simplement dans le Crapaud[1] (*Bufo cinereus*) et il fait observer que, dans cet animal, elle est représentée par une bandelette qui ne peut faire saillie dans la lumière du vaisseau que quand ce dernier est rempli.

Sabatier[2], après avoir reproduit les dessins et la description de **Brücke**, donne de la valvule de Brücke de la Grenouille un dessin original et s'exprime ainsi sur sa structure : « Cette valvule qui est presque cartilagineuse chez le Crapaud, existe chez la Grenouille, seulement, chez cette dernière, elle est formée par un repli de la paroi interne du vaisseau et perd sur un vaisseau ouvert et étalé sa forme nette et accusée. Elle présente alors l'aspect que j'ai fidèlement reproduit figure 5, planche I. » Le dessin de **Sabatier** figure une sigmoïde renversée.

1. Brücke, *op. cit.*, p. 357.
2. *Op. cit.*, p. 21.

H. Martin[1] reproduit un des dessins de **Brücke**. Le dessin, qui d'après **H. Martin** représente le cœur de la Grenouille, est la figure 13 de la planche XXII du mémoire de **Brücke** se rapportant non pas à la Grenouille, mais à *Bufo cinereus*. Dans cette figure, la valvule à laquelle **Martin** donne le nom de valvule de Brücke est la valvule qui termine en avant la cloison du bulbe. **Brücke** la désigne ainsi : « c, die Semilunarklappe in welcher das Septum bulbi auslaüft ».

E. Gaupp[2] n'ajoute aucune donnée nouvelle à la description de **Brücke**. Il considère la valvule de Brücke comme une valvule en nid de pigeon (Taschenklappe) et la désigne sous le nom de valvule paradoxale. Pour ce qui est de l'origine de l'artère laryngée, il cite presque textuellement les paroles de **Brücke**.

Nous avons étudié la valvule de Brücke dans la Grenouille (*R. esculenta* et *R. temporaria*) et dans le Crapaud commun (*Bufo vulgaris*) en suivant, pour en obtenir des préparations par dissection au baquet, le procédé que M. **Ranvier** avait employé pour les cœurs lymphatiques de la Grenouille[3]. Ce procédé consiste à injecter de gélatine fondue, sur le point de se prendre, les organes creux que l'on veut mettre en évidence. L'opération est beaucoup plus facile, d'ailleurs, à pratiquer sur le cœur sanguin que sur les cœurs lymphatiques de la Grenouille. La canule tranchante de la seringue étant introduite dans le ventricule, ce dernier se remplit ainsi que le bulbe, le tronc artériel et les gros vaisseaux, dès que l'on pousse le piston de l'instrument. On peut ensuite, sans peine aucune, pratiquer la dissection dans l'alcool au tiers, l'animal étant fixé couché sur le dos, la tête en avant. Lorsque la préparation est terminée, on voit, comme cela est indiqué figure 1 (p. 476), le bulbe, le tronc artériel, les deux troncs pairs, puis la division apparente de chacun de ces derniers. Chaque aorte, après s'être détachée du tronc commun, paraît étranglée comme par une ligature, et présente au point étranglé un pli obliquement dirigé d'arrière en avant et de dehors en dedans.

Si, au contraire, la préparation est faite, l'animal étant couché

1. *Op. cit.*, p. 37, fig. 10.
2. *Op. cit.*, p. 281 et 303.
3. L. Ranvier, *Leç. d'anat. gén. cœur sanguin, cœurs lymphatiques*, 1880, p. 239.

sur le ventre, de telle sorte que le cœur se présente par sa face

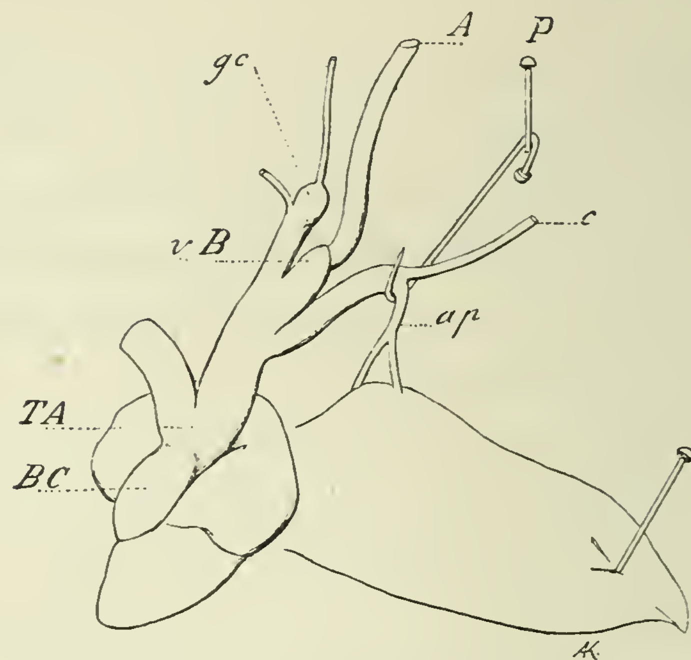


Fig. 1. — Cœur et gros vaisseaux de *R. esculenta*. Dessin, exécuté à la loupe, d'une préparation faite par dissection au baquet, après injection de gélatine : les vaisseaux du côté gauche sont seuls représentés ; l'animal est couché sur le dos. — *BC*, bulbe du cœur ; *TA*, tronc artériel ; *gc*, ganglion carotidien ; *A*, aorte ; *vB*, valvule de Brücke. Le tronc pulmo-cutané est tendu par une érigne fixée à l'épingle *P* ; *c*, branche cutanée de ce tronc ; *ap*, sa branche pulmonaire se divisant en abordant le poumon.

dorsale, on voit l'artère laryngée, qui n'est alors plus cachée par l'aorte, se dégager de ce vaisseau au sommet du renflement

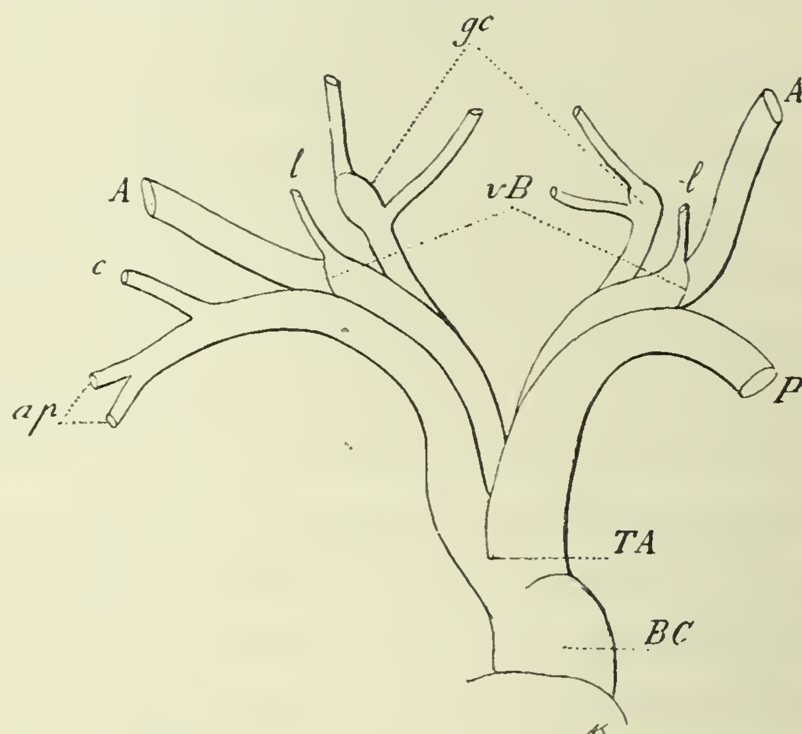


Fig. 2. — Mêmes vaisseaux de *R. esculenta* vus par leur face dorsale, la préparation étant faite et dessinée comme celle de la figure 1. — *BC*, bulbe du cœur ; *TA*, tronc artériel ; *gc*, ganglion carotidien ; *A*, aorte ; *vB*, valvule de Brücke ; *l*, artère laryngée ; *P*, tronc pulmo-cutané du côté droit ; *c*, branche cutanée du tronc pulmo-cutané gauche ; *ap*, artère pulmonaire gauche.

que l'on observe en amont du repli indiquant la valvule ; voir figure 2.

Dans le Crapaud commun (*Bufo vulgaris*) l'artère laryngée a la même origine, seulement, au lieu d'être placée sous l'aorte, elle est en dedans de ce vaisseau, de telle sorte que, l'animal étant couché sur le dos, l'artère laryngée se voit facilement, comme on peut le constater en examinant la figure 3.

Cette figure est la reproduction d'un dessin exécuté d'après une dissection au baquet faite après injection dans le ventricule d'un mélange à parties égales d'alcool et d'acide osmique en

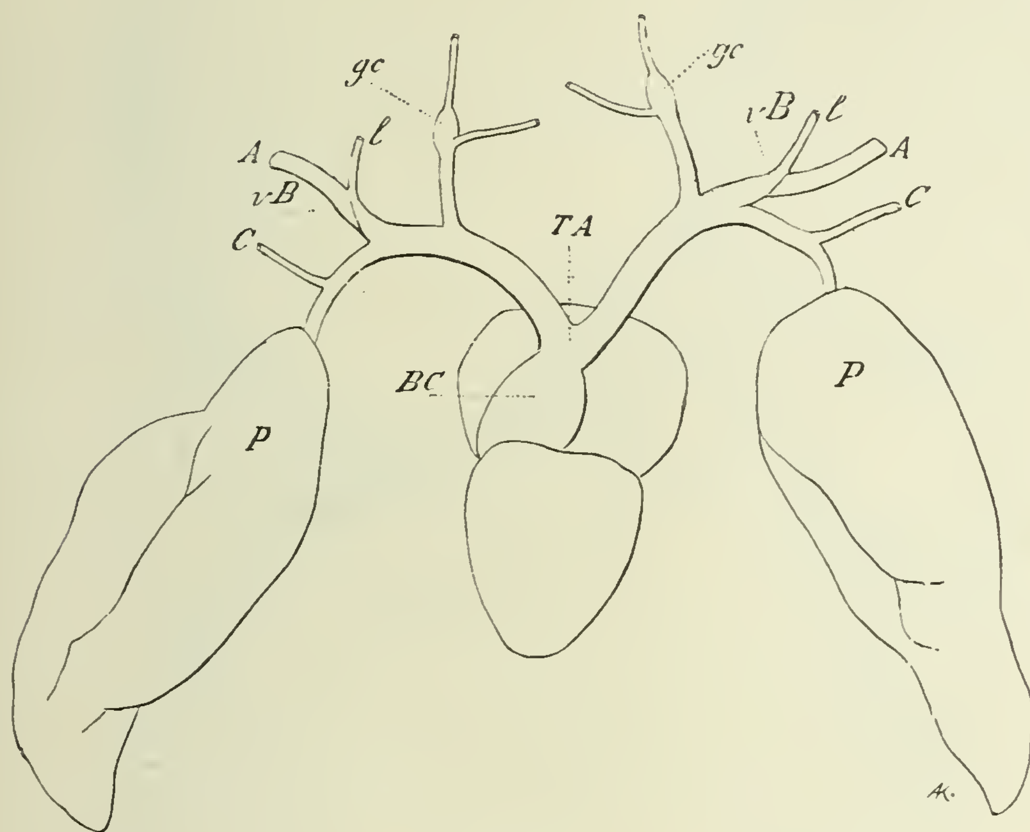


Fig. 3. — Cœur, gros vaisseaux et poumons de *Bufo vulgaris* vus par leur face ventrale. Dessin, fait à la loupe, d'une dissection au baquet après injection d'un mélange à parties égales d'alcool à 90° et d'acide osmique en solution au centième. — *BC*, bulbe du cœur; *TA*, tronc artériel; *gc*, ganglion carotidien; *A*, aorte; *vB*, valvule de Brücke, qui, à cause de la manière dont chaque aorte est tendue, est dirigée dans le dessin de dedans en dehors et d'arrière en avant; *l*, artère laryngée; *P*, poumon auquel se rend l'artère pulmonaire; *C*, branche cutanée du tronc pulmo-cutané.

solution au centième, suivant le procédé employé par M. Ranvier pour l'étude du cœur de la Grenouille, de la vessie du même animal, etc. Cette méthode, comme on en peut juger, donne de bons résultats dans le cas particulier et si, lorsque l'on en fait usage, la dissection est un peu plus difficile, en revanche, les incisions longitudinales du vaisseau que l'on pratique ensuite se font plus aisément.

Ces incisions sont nécessaires, si l'on veut se rendre compte de la configuration de la valvule de Brücke. Elles permettent d'étaler le vaisseau de manière à obtenir une préparation à plat

que l'on étudie à l'aide d'un grossissement faible. On peut ménager la valvule comme cela est indiqué dans la figure 4 ou bien encore l'inciser, voir figure 2, planche XVI. L'embouchure de l'artère laryngée est plus ou moins dégagée dans ces préparations. Dans tous les cas, l'examen de ces préparations montre que le repli valvulaire dont on constatait la présence après dissection, décrit dans la Grenouille un tour de spire qui peut être

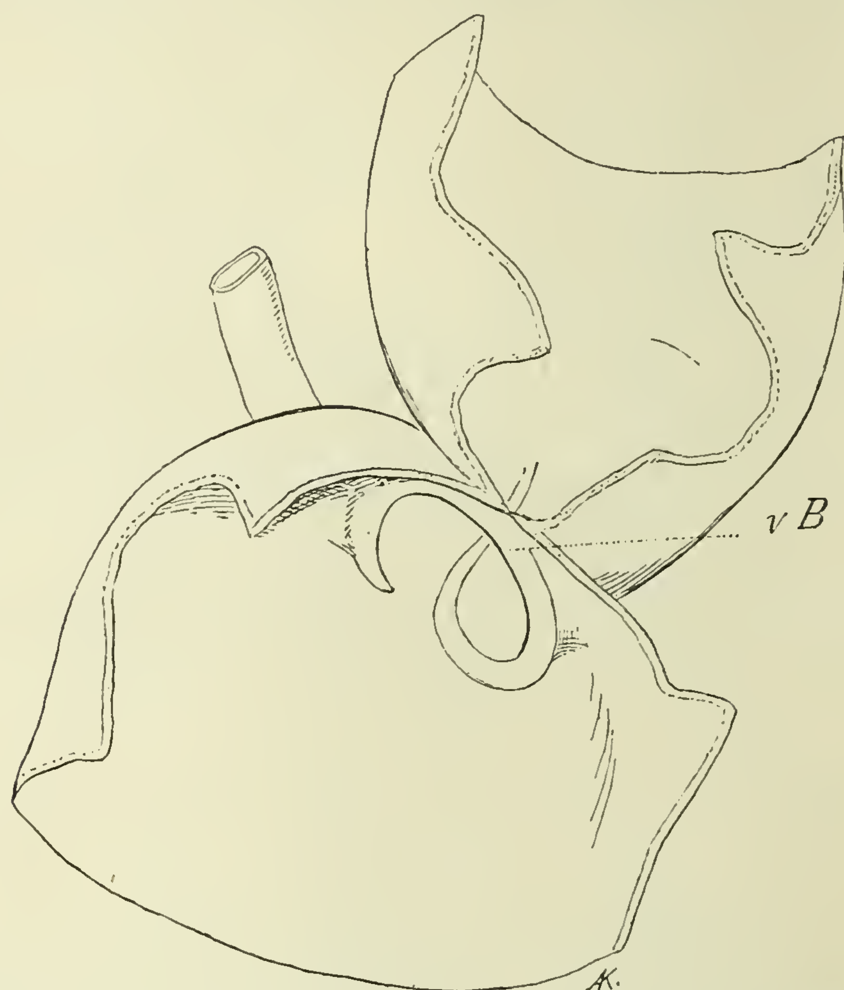


Fig. 4. — Valvule de Brücke *vB* de *R. esculenta*, vue à plat à un grossissement très faible. Les incisions de l'aorte s'arrêtent à la valvule qui est ménagée; l'orifice de l'artère laryngée est caché par un repli de l'aorte.

plus ou moins marqué et que n'indiquent pas les préparations à plat de l'aorte du Crapaud.

Ce repli, qui n'est pas assez marqué pour figurer une sigmoïde renversée, est disposé de manière à s'opposer au passage du sang dans l'aorte, ainsi d'ailleurs que l'indique Brücke; mais, en même temps, il est orienté de telle sorte qu'il favorise l'entrée du sang dans l'artère laryngée.

La préparation représentée figure 5 nous paraît démonstrative à cet égard. C'est un dessin à un grossissement faible d'une coupe longitudinale de l'aorte intéressant la valvule en un point

où ce repli complet oblitère le vaisseau, et comprenant en même temps l'artère laryngée qui est largement béante. La préparation a été faite après fixation d'une aorte injectée de gélatine, de telle sorte que les vaisseaux sont parfaitement remplis. Il semble évident, lorsqu'on l'examine que tout est disposé pour que le sang pénètre facilement dans l'artère laryngée.

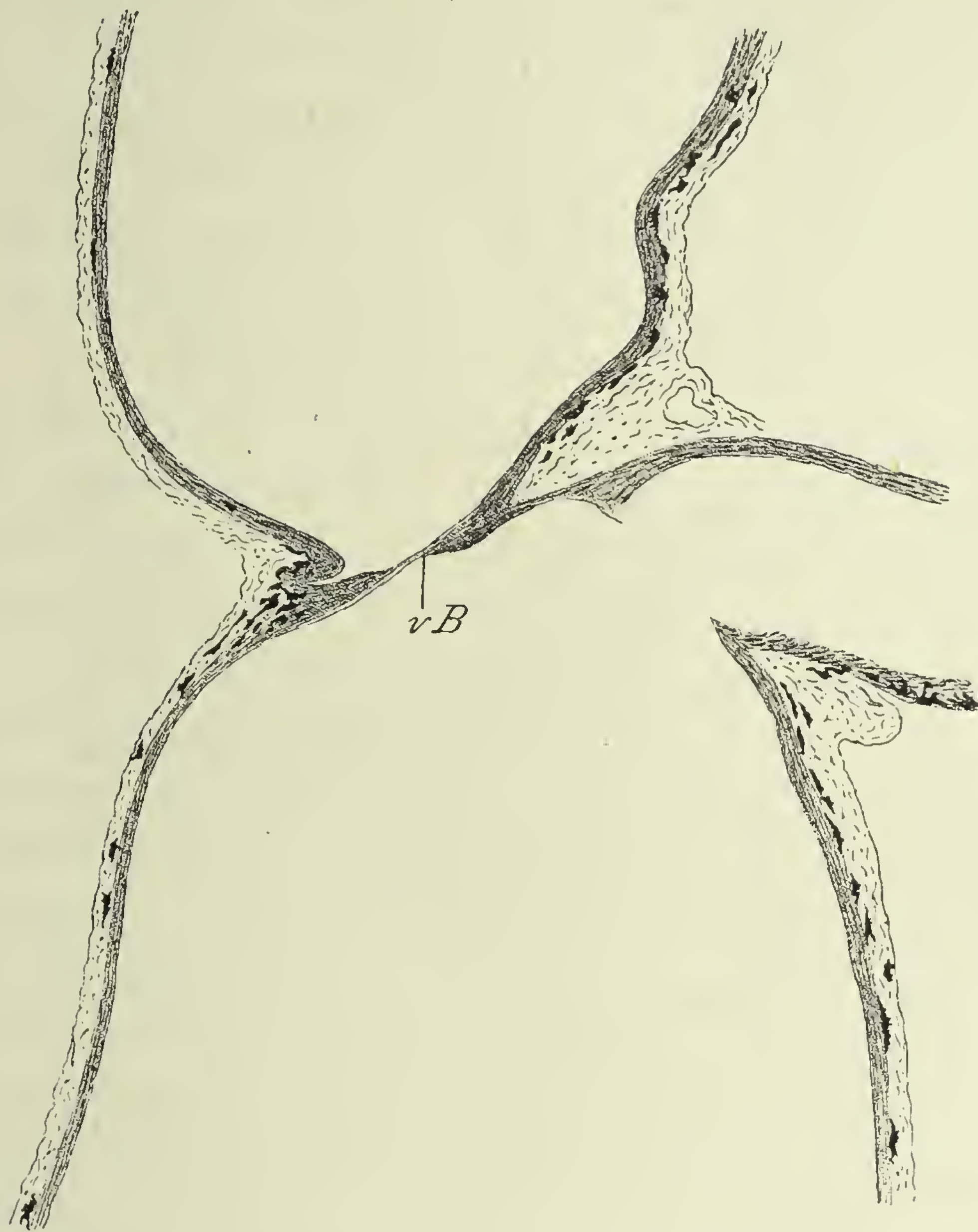


Fig. 5. — Coupe longitudinale de l'aorte de *R. esculenta*, comprenant la valvule de Brücke, *vB*, faite après injection de gélatine et fixation par l'alcool ; coloration à la purpurine.

D'autres préparations obtenues par coupes permettent d'étudier la structure de la valvule de Brücke. On peut les pratiquer soit après l'action d'un fixateur tel que l'alcool, soit encore après dessiccation. Elles sont démonstratives, alors même qu'elles sont légèrement obliques, pourvu qu'elles intéressent le repli valvulaire en un point où il fait une saillie suffisante. On constate, en examinant ces coupes, que tous les éléments qui constitueut la paroi de l'aorte concourent à la formation de

la valvule. Le repli comprend, dans son épaisseur, des cellules musculaires lisses, des fibres élastiques irrégulièrement disposées en réseaux, des cellules et des faisceaux connectifs. Ces différents éléments ne présentent pas dans la valvule l'orientation qu'ils affectent généralement dans l'aorte : les cellules musculaires, en particulier, comprises dans le repli, en suivent la direction. Ce dernier détail s'observe dans des préparations à plat convenablement colorées et éclaircies au lieu que les coupes montrent la nature même des éléments, figures 4 et 5, planche XV. Nous devons ajouter que dans l'aorte, en amont de la valvule, et au voisinage de cette dernière, les cellules musculaires ne sont pas toutes transversales; un certain nombre d'entre elles deviennent longitudinales, figure 7, planche XV.

La valvule de Brücke, dans les animaux que nous avons examinés, nous a semblé présenter la même structure, dans la Grenouille (*R. esculenta* et *R. temporaria*) et dans le Crapaud (*Bufo vulgaris*). Dans nos préparations, nous avons trouvé chez le Crapaud du tissu cartilagineux à cellules ramifiées, non pas dans le repli, mais dans la paroi de l'aorte. Nous supposons qu'il s'agit là d'une disposition assurant la rigidité du vaisseau à ce niveau et comparable dans une certaine mesure à celle que l'on observe dans l'aorte et l'artère pulmonaire du Poulet et du Pigeon. Dans ces Oiseaux, en effet, on remarque des nodules cartilagineux dans l'aorte et l'artère pulmonaire au niveau des commissures des sigmoïdes. Il semble, toutefois, qu'il n'y a pas lieu de tirer de ces observations des conclusions prématurées, car on sait que, dans ces parties du système vasculaire des Batraciens, la présence du tissu cartilagineux est assez variable.

Il n'en est pas moins constant que la valvule de Brücke est munie de cellules musculaires lisses et de fibres élastiques qui en font un repli musculaire et élastique plus comparable aux éperons placés à la bifurcation des artères qu'à une sigmoïde renversée.

Quel est son rôle dans la circulation des Batraciens, chez lesquels on observe cette disposition anatomique?

D'après les observations de **Brücke** dont nous avons parlé plus haut, la valvule constitue un obstacle au passage du sang

dans l'aorte, au début de la contraction du ventricule; de plus nos préparations semblent indiquer que ce repli facilite la pénétration du sang dans l'artère laryngée. Or, étant donné ce que l'on sait du mécanisme de la séparation des deux sangs (expériences de **Brücke** et de **Sabatier**), le sang lancé à ce moment par le ventricule est du sang veineux. C'est donc du sang veineux qui passe dans l'artère laryngée et dans ses branches, qui pour la plupart se résolvent en capillaires dans la muqueuse du plancher de la bouche. Ces capillaires, renfermant du sang veineux sont, par le fait, respiratoires, au même titre que les autres capillaires de la muqueuse bucco-pharyngienne du plancher de la bouche qui reçoivent du sang veineux, soit directement par des branches du rameau auriculaire de la grande cutanée, soit indirectement par l'intermédiaire des branches anastomotiques de ce même rameau de la grande cutanée avec la palatine de la carotide interne et le rameau auriculaire de la temporale, branche de l'occipito-vertébrale [1]. On peut donc attribuer à l'artère laryngée, la même fonction qu'à une branche de la grande cutanée, car elle donne des capillaires respiratoires aux parties de la muqueuse bucco-pharyngienne qui sont hors du territoire du rameau auriculaire de la grande cutanée. L'artère laryngée joue donc un rôle important dans la respiration bucco-pharyngienne de la Grenouille et du Crapaud, et cela grâce à la disposition et à la structure de la valvule de Brücke, qui, non seulement s'oppose au passage du sang veineux dans l'aorte, mais encore permet au sang veineux de se rendre dans des capillaires respiratoires. La valvule de Brücke peut, par conséquent, être considérée comme un des agents actifs du phénomène de la respiration bucco-pharyngienne.

Les capillaires de la muqueuse bucco-pharyngienne de la Grenouille et du Crapaud, ainsi que ceux de la Salamandre maculée et du Triton sont, comme on le sait, sous-épithéliaux et munis de bourgeons creux (diverticules de L. Beale). L'examen des préparations que nous avons faites dans le but d'étudier ces vaisseaux nous a amené à admettre les mêmes

1. L'occipito-vertébrale est une branche de l'aorte.

conclusions que celles des recherches de **H. Joseph**[1] sur leurs rapports et leur disposition sous-épithéliale. Nous avons, comme **Langer**[2], trouvé dans la muqueuse bucco-pharyngienne du Crapaud des formes intermédiaires entre le diverticule et l'anse vasculaire, ce qui semble indiquer que, comme l'admettent **Langer** et **H. Joseph**, ces diverticules représentent le vaisseau d'une papille réduite à sa plus simple expression. Il nous semble, toutefois, que de ce qu'un réseau capillaire est sous-épithélial, il ne s'ensuit pas forcément que ce réseau soit respiratoire. On observe, en effet, des réseaux capillaires sous-épithéliaux, qui, comme celui du ruban vasculaire du canal cochléaire des Mammifères, ne sont pas respiratoires. D'autre part, certains réseaux capillaires, comme ceux des branchies externes de l'Axolotl, ceux de la peau de la Salamandre maculée et du Triton crêté qui, suivant toute apparence, sont respiratoires dans une certaine mesure, ne sont pas sous-épithéliaux : ils sont toujours séparés des cellules épithéliales de la première rangée de l'épiderme par une membrane basale plus ou moins épaisse, et souvent par des cellules de pigment. On est donc autorisé à admettre, avec **Wiedersheim**[3], que ce qui caractérise un réseau respiratoire, c'est son contenu, c'est-à-dire la présence de sang veineux dans les capillaires qui le forment. Réalisant cette condition, les capillaires de la muqueuse bucco-pharyngienne du Crapaud et de la Grenouille peuvent être considérés comme des capillaires respiratoires.

Étant donnée l'importance de la valvule de Brücke, on peut se demander comment les choses se passent dans les Salamandres et les Tritons, chez lesquels manque cette valvule. Il faut remarquer d'abord que, comme l'indique **Boas**[4], la séparation des deux sangs est incomplète dans les Salamandres et qu'elle est probablement nulle dans les Tritons.

1. Heinrich Joseph. Einige Bemerkungen zu F. Maurer's Abhandlung : « Blutgefaesseim Epithel ». *Arch. f. mikr. Anat.*, 1898, Bd LII, p. 167. Ce travail, en plus des recherches personnelles de l'auteur, contient des indications bibliographiques très complètes.

2. Cité à la page 174 du mémoire de H. Joseph.

3. R. Wiedersheim, Lehrb. der Vergl. Anat., 1886, p. 599.

4. J.-E.-V. Boas, *op. cit.*, Ueber den Conus arteriosus, etc., der Amphibien, p. 515.

Il en est de même, d'après **Bethge**[1], pour *Spelerpes fuscus*. Pour ce qui est de la Salamandre maculée, les observations de **Brücke**[2] semblent contribuer dans une certaine mesure à élucider cette question. **Brücke** montre, en effet, que dans cet animal, le canal de Botal est disposé de telle sorte que le sang peut passer dans la branche cutanée partant de ce canal, sans pour cela pénétrer dans l'aorte. Il fait remarquer aussi que, au moment où le sang est lancé dans le système aortique, l'éperon qui se trouve au point de jonction du canal aortique et du canal de Botal peut, par suite de sa disposition, empêcher le sang de passer du canal aortique dans le système pulmonaire.

Une expérience facile à faire vient à l'appui de la manière de voir de **Brücke**. Cette expérience consiste à injecter, à l'aide d'une seringue munie d'une canule tranchante, quelques gouttes seulement de liquide coloré dans le ventricule de l'animal curarisé ou fixé vivant sur une lame de liège. Dès que le liquide est sorti de la seringue, on voit que le poumon, la peau de la région parotidienne et la muqueuse buccale sont colorés à l'exclusion des autres parties de l'animal, ce qui tend à prouver que le système pulmo-cutané se remplit, avant le système aortique, au début de la contraction du ventricule. Comme à ce moment le ventricule contient du sang veineux venant de l'oreillette droite, il semble que, si même le système aortique reçoit du sang mixte, l'oxygénation du sang veineux pulmo-cutané n'en est pas moins assurée.

Explication des figures des Planches XV et XVI.

Planche XV.

Fig. 1. — Bulbe du cœur de *R. temporaria*; coupe transversale faite après dessiccation; coloration au picrocarminate, conservation dans la glycérine additionnée d'acide formique. — *e.*, endothélium; *f.*, couche interne de structure artérielle; *g.*, couche externe de cellules musculaires striées.

Fig. 2. — Coupe transversale du bulbe du cœur de *Salamandra maculosa*; même technique et même légende que pour la figure 1.

1. E. Bethge, *op. cit.*, p. 27.
2. E. Brücke, *op. cit.*, p. 360 et 361, fig. 16, pl. XXIII.

Fig. 3. — Aorte de *R. temporaria*; coupe transversale faite après dessiccation, colorée au picrocarminate, conservée dans la glycérine additionnée d'acide formique. — *e.*, endothélium ; *m.*, tunique moyenne.

Fig. 4. — Valvule de Brücke de *Bufo vulgaris* comprise dans une coupe transversale de l'aorte; même technique que pour la figure 3. — *e.*, cellules endothéliales; *m.*, cellules musculaires lisses.

Fig. 5. — Valvule de Brücke de *R. esculenta*, dans une coupe longitudinale de l'aorte faite après injection de gélatine et fixation par l'alcool; coloration au picrocarminate, conservation dans la glycérine additionnée d'acide formique; même légende que pour la figure 4.

Fig. 6. — Bulbe du cœur de *Salamandra maculosa*; coupe transversale faite après dessiccation, colorée au picrocarminate, montée dans la glycérine additionnée d'acide formique. — *ms.*, couche de cellules musculaires striées; *ta.*, tronc artériel avec ses cloisons.

Fig. 7. — Coupe transversale de l'aorte de *Bufo vulgaris*, faite et colorée comme la coupe représentée figure 6. — *mt.*, cellules musculaires transversales; *ml.*, cellules musculaires longitudinales; *e*, endothélium.

Fig. 8. — Coupe transversale de la cloison qui sépare, dans un des troncs pairs de *Rana esculenta*, le canal aortique du canal pulmo-cutané; même technique que pour la préparation des figures 6 et 7. — *e*, endothélium; *m.*, cellules musculaires lisses.

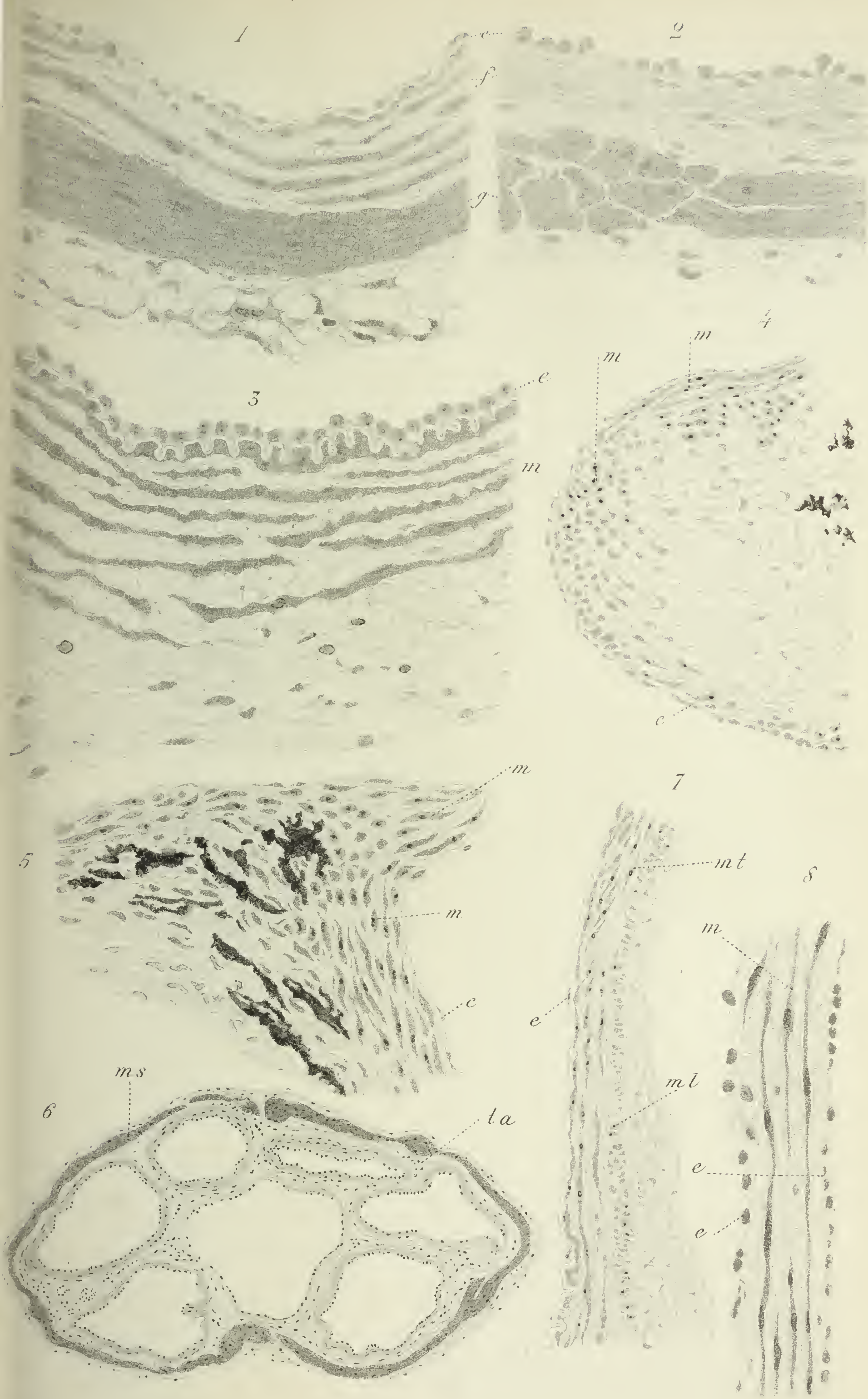
Planche XVI.

Fig. 1. — Coupe transversale du bulbe du cœur de *R. esculenta* faite après injection vasculaire. — *BC*, myocarde du bulbe avec ses vaisseaux; *tc*, bande de tissu connectif séparant l'endocarde du myocarde.

Fig. 2. — Valvule de Brücke, *vB*, de *Bufo vulgaris*, vue à plat après incision complète de l'aorte, *l*, orifice de l'artère laryngée.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.



...rmanski del.

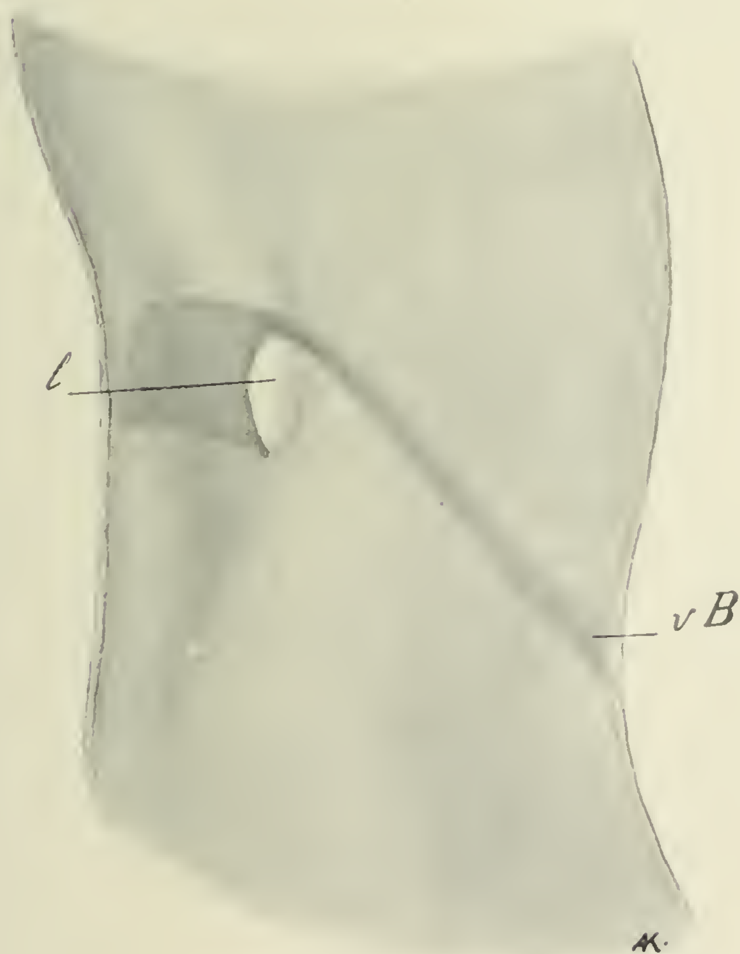
Masson et Cie, éditeurs

...Cassas, lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.



1



2

Masson & Cie, Editeurs

L'ORIGINE

DES

GLANDES ANNEXES DE L'INTESTIN MOYEN CHEZ LES VERTÉBRÉS

Par A. WEBER
Prosecteur à la Faculté de médecine de Nancy.

(*Travail du Laboratoire d'anatomie.*)

Planches XVII-XXVII.

Plus encore que mes recherches personnelles, le grand nombre de travaux parus durant le cours de ces dernières années sur le développement du foie et du pancréas des Vertébrés, me paraissent justifier à l'heure actuelle un essai de groupement, de systématisation de nos connaissances sur l'évolution des glandes annexes de l'intestin moyen.

De la foule des faits amassés, contrôlés et vérifiés par les observateurs consciencieux, tous ne méritent pas à titre égal d'être pris en considération dans une vue d'ensemble sur les glandes pancréatiques et hépatiques. D'autre part, il est difficile de trouver un critérium sûr et suffisant pour la classification des divers faits qui nous occupent. Dans cet amas si laborieusement accumulé, nul petit fragment ne peut être *a priori* déclaré inutile, ni même insignifiant; par contre, dans ce dédale de points de détails assemblés par les divers auteurs, il est absolument nécessaire de suivre un plan; ce plan se trouvera justifié par un ensemble de considérations qui découleront de l'examen des faits eux-mêmes, mais dont je dois indiquer de suite un bref résumé.

Actuellement le but que l'embryologie se propose, est de

Mai 1903.

rechercher dans les êtres ou dans les organes qui les composent, les grandes lois de l'évolution. Le plus fréquemment l'évolution d'un organe, pendant le développement d'un animal d'une espèce supérieure, reproduit les différentes formes du même organe complètement développé chez des êtres d'espèces inférieures à la première.

Essayer de déterminer la signification morphologique du foie et du pancréas des Vertébrés, exige soit une étude anatomique de ces organes chez les Protovertébrés et les Vertébrés inférieurs adultes, soit celle des toutes premières phases du développement de ces glandes chez les Vertébrés supérieurs; les premières phases de ce développement, pâle reflet de l'état ancestral, étant seules comparables aux dispositions les plus simples et les plus primitives.

D'une façon générale les organes d'un animal élevé dans la série atteignent donc un état d'évolution plus avancé, plus éloigné de l'état primitif et ancestral que ceux d'un individu pris dans une classe inférieure ; mais cette règle ne peut être posée en loi absolue. Une autre notion associée à la première permet d'arriver à faire rentrer d'une façon satisfaisante tous les faits dans une même règle : *la fonction fait l'organe*, notion que l'on vérifie en comparant entre elles les organisations des différentes classes de Vertébrés. L'organe se trouve caractérisé par son fonctionnement indépendamment du rang dans la série animale de l'individu auquel il appartient.

Le système des muscles pectoraux par exemple, sera mieux développé chez un Oiseau que chez un Mammifère, parce que les mouvements du membre supérieur ont acquis une importance plus considérable chez cet animal moins élevé pourtant dans la série.

L'état de développement d'un organe, ou, si l'on veut, la forme de cet organe dans le sens anatomique le plus large, est déterminé par deux causes générales : le rang dans la série animale de l'être auquel il appartient; le degré de complication de sa fonction.

Le foie et le pancréas ne semblent pas présenter de grandes différences morphologiques d'une classe de Vertébrés à l'autre.

fait qui n'a rien de contradictoire avec la loi précédente. Les glandes pancréatique et hépatique sont les glandes nutritives et digestives par excellence des animaux vertébrés. La nutrition est une fonction physiologique primordiale pour tout animal, et, dans leur essence, ses phénomènes ne sont pas plus compliqués chez un Oiseau que chez un Reptile, chez un Homme que chez une Truite.

Le point de vue physiologique peut pourtant conduire à une vue générale sur l'évolution de ces glandes. Chez les Vertébrés adultes, le foie est constitué par l'union intime d'une portion épithéliale et d'un lacis veineux où les veines intestinales apportent les principes nutritifs. Dès les plus jeunes stades du développement de la glande hépatique chez tous les Vertébrés, ce rapport entre le système veineux et l'ébauche du foie s'établit; du côté du pancréas qui possède aussi chez l'adulte une sécrétion interne, c'est-à-dire contracte au point de vue physiologique des rapports spéciaux avec le système vasculaire sanguin, ne trouve-t-on rien de semblable dès les premières phases de son apparition?

Les canaux excréteurs sont la caractéristique anatomique d'une glande à sécrétion externe; dans le foie et le pancréas dont les canaux sont soumis à une évolution souvent très différente d'une classe à l'autre, d'une espèce à l'autre ou même suivant les individus, ne peut-on rien dégager de général au sujet de cette évolution?

C'est cet ensemble de considérations qui m'ont amené dans cette étude à tenter d'élucider d'après les travaux récents et mes recherches personnelles les trois questions suivantes :

1° Quels sont les premiers rapports morphologiques que présentent entre elles les ébauches pancréatiques et hépatiques chez les Vertébrés.

2° Quel est le développement des rapports du pancréas avec le système veineux.

3° Quelle est l'évolution des canaux excréteurs de ces glandes.

En ce qui concerne le premier point qui est seul exposé dans cette première partie, mes recherches ont exclusivement porté sur des embryons d'Amniotes.

Pour essayer de résoudre les deux autres questions, j'ai trouvé dans les embryons de Canard un riche matériel encore peu exploré dont l'étude m'a puissamment aidé à édifier une tentative de groupement de nos connaissances actuelles en les complétant sur de nombreux points.

Que M. le professeur **Nicolas** accepte la dédicace de ce travail entrepris dans son laboratoire. Ses critiques bienveillantes et ses conseils affectueux ont dirigé mes premiers essais dans les sciences biologiques et resteront pour moi des guides précieux et sûrs. Je ne sais si je dois ressentir une plus légitime fierté d'être son élève ou d'être honoré de son amitié.

Tous mes maîtres de la faculté de médecine et de la faculté des sciences ont droit à ma reconnaissance. MM. les professeurs **Prenant**, **Meyer**, **Bouin** et **Lambert** ont plus particulièrement mis à ma disposition les ressources de leur science.

Parmi mes amis, les docteurs **M. Dufour** et **P. Ferret** me sont doublement chers; je compterai toujours sur leur inaltérable affection.

Les uns par leur savante direction et tous par leur amitié ont été les meilleurs soutiens durant le cours de mes études; à tous merci.

Procordés.

Il n'appartient pas au cadre de ce travail de me prononcer sur les rapports de parenté entre les Vertébrés et les Procordés. Il est devenu classique de considérer ces derniers comme un échelon entre les Invertébrés et les Vertébrés plutôt que comme les ancêtres directs des *Chordata* supérieurs.

Suivant l'expression de **Delage** : « ce sont des formes qui jalonnent la route suivie dans la formation des Vertébrés et nous montrent cette route en direction générale, passant à côté d'eux, tantôt plus près, tantôt plus loin ». La plupart des zoologistes admettraient actuellement que les formes libres de Procordés seraient des formes plus primitives, plus voisines de la souche principale qui conduirait aux Vertébrés, que les formes fixées qui seraient à l'autre extrémité de la branche des Procordés.

Quoi qu'il en soit, sans aucune prétention phylogénétique, j'ai cru intéressant de placer ici un chapitre sur les glandes annexes de l'intestin digestif des Procordés.

La classification que j'ai suivie est celle de **Delage** et **Hérouard** (98 b).

Hémicordés. — A la suite d'une région œsophagienne ou post-branchiale, se trouve chez ces animaux une région stomacale ou hépatique ainsi nommée à cause des particularités de structure qui la caractérisent. Sa coloration jaune verdâtre indique, à défaut de renseignements histologiques précis, qu'elle est sécrétrice de principes biliaires. Mais à la face dorsale, les parois de l'estomac des Hémicordés peuvent se différencier en une véritable glande annexe, que l'on considère comme un organe hépatique chez *Balanoglossus* et *Glandiceps* : à ce niveau ne se trouve encore qu'une simple modification histologique de la paroi; à droite et à gauche de la ligne médiane, les cellules épithéliales du revêtement du tube digestif sont plus grandes, plus richement ciliées sur leur surface libre, et leur cytoplasme présente des granulations verdâtres qui témoignent de leur activité sécrétrice.

Chez d'autres Hémicordés, *Schizocardium*, par exemple, cette région stomacale présente, de chaque côté de la ligne médiane dorsale, deux séries de diverticules régulièrement alignés les uns derrière les autres, qui sont nettement visibles sur l'animal vivant, grâce à la saillie qu'ils forment à la surface dorsale du corps. Les diverticules hépatiques dorsaux sont épais et assez allongés; un pédicule plus mince les réunit à l'intestin où ils débouchent par un orifice garni d'une valvule, qui protège l'intérieur du tube contre la pénétration des aliments. Chez *Ptychodera* les diverticules hépatiques ont des dimensions plus considérables, ils sont très volumineux et très serrés les uns contre les autres, ce qui fait qu'ils semblent former un amas assez irrégulier; cependant les plus grands de ces culs-de-sac sont les plus internes, les plus petits, les plus externes.

En avant et en arrière de cette région, il y a des diverticules plus petits, ce pourraient être d'après **Delage** et **Hérouard** (98 b) des zones de formations des grands diverticules.

L'intestin qui fait suite à la région hépatique possède une

structure comparable à celle de l'œsophage; il se caractérise surtout chez les Hémicordés par la tendance à un développement considérable de la surface en contact avec les aliments; c'est surtout un organe d'absorption.

Le développement de la région hépatique des Hémicordés n'a pas fait l'objet de recherches spéciales; la différenciation hépatique des parois du tube digestif ou la formation des diverticules dorsaux de l'intestin se fait au moment de la transformation larvaire de ces animaux et aux dépens de l'estomac de la larve.

Céphalocordés. — L'organe hépatique de ces animaux dont les Branchiostomes (Amphioxus) forment le seul genre, est situé non plus au côté dorsal de l'intestin, comme chez les Hémicordés, mais au côté ventral.

Chez l'Amphioxus adulte, le foie est un diverticule terminé en cul-de-sac qui se détache de la face ventrale du tube digestif immédiatement en arrière de l'intestin branchial, pour se loger à la face ventrale et un peu à droite du pharynx. La structure de ce cæcum hépatique est la même que celle de la région intestinale où il débouche et qui porte le nom d'estomac; toute cette région est revêtue de grandes cellules épithéliales chargées de grains verdâtres de sécrétion.

Le développement du cæcum hépatique de l'Amphioxus a été indiqué par **Kowalevsky** (67 b), puis étudié plus spécialement par **Hammar** (98 b).

Kowalevsky figure en arrière des fentes branchiales un épaississement des parois intestinales; cet épaississement se creuse d'un diverticule, le cæcum hépatique.

Hammar a fait porter ses recherches sur des larves d'Amphioxus de dimensions variant de $3^{mm},5$ à $4^{mm},5$. Au premier stade de développement qu'il figure, non loin de l'extrémité postérieure de la région branchiale, le tube intestinal présente en coupe sagittale, une augmentation de calibre qui diminue insensiblement en arrière, tandis qu'en avant elle s'arrête brusquement à une petite encoche de la paroi digestive; c'est la première indication d'un diverticule hépatique. L'augmentation de la cavité du tube digestif correspond à la formation d'une véritable gouttière ventrale, la *gouttière hépatique.*

Le développement de cette gouttière hépatique paraît se faire très rapidement. L'auteur n'a pu en saisir la première manifestation, mais il est fort probable que c'est dans cette dilatation localisée du tube digestif, dans la formation de cette gouttière hépatique, que se trouve la première modification intestinale en rapport avec le développement d'une ébauche hépatique.

Par suite de l'accroissement de l'encoche ventrale du tube digestif, la gouttière hépatique se transforme en un tube creux terminé en cul-de-sac, le cæcum hépatique proprement dit. Cet organe n'occupe pas une situation ventrale médiane, mais est déjeté un peu de côté, et se trouve en contact avec la face latéro-ventrale droite du pharynx branchial.

Urocordés. — **Delage** et **Hérouard** (98 b) divisent les Urocordés en trois sous-classes dont deux sont constituées par des formes libres : les Appendiculaires et les Thalides, formes libres, et les Ascidies, formes fixées.

Les Appendiculaires ne possèdent en général aucune glande annexe du tube digestif. Ce n'est que chez quelques types des grands fonds (*Stegosoma* et *Megalocercus*) qu'apparaît un petit diverticule de la cavité stomacale, que **Chun** (87 b) a considéré comme étant une glande hépatique. Par contre l'estomac de ces animaux, qui est une large poche sous-jacente au pharynx et divisée en deux sacs par une profonde incisure, possède un revêtement épithélial cilié en partie et en tous cas glandulaire.

Chez les Thalides, apparaît un organe très constant chez les Tuniciers et qui ne fait défaut que chez les Appendiculaires, la *glande pylorique*; certains auteurs l'ont appelée *organe hyalin* (**Giard**, 72 b); d'autres ont voulu reconnaître en elle une glande hépato-pancréatique (**Della Valle** ; 82 b) c'est une glande en tubes ramifiés qui part du pylore et répand ses ramifications sur l'intestin. L'épithélium qui tapisse ces tubes terminés en cul-de-sac est clair, non granuleux; certains auteurs lui refusent le titre de glande digestive annexe pour n'y voir qu'un organe absorbant. En tous cas, qu'elle soit constituée par un diverticule unique à sa base puis ramifié, ou par plusieurs tubes distincts, son abouchement dans le tube intestinal est caractéristique : il se fait toujours à l'extrémité caudale de l'estomac au niveau du

début de l'intestin absorbant. **Delage** et **Hérouard** pensent que c'est sous l'action de la sécrétion des cæcums pyloriques que se ferait la digestion des aliments.

Le développement de cet appendice du tube digestif n'est pas connu, mais l'état adulte de cette glande a été étudié par **Winiwarter** (95 b) à propos des Ascidies. Je reviendrai sur ce point dans les pages suivantes. Notons qu'aucune des cellules épithéliales qui bordent la cavité de l'estomac des Thalides ne serait glandulaire.

Chez les Ascidies, formes fixées des Tuniciers, il est possible de trouver, comme l'a fait remarquer **de Lacaze-Duthiers** (74 b), la complication progressive de la région hépatique. Chez les Phallusiadées, *Ciona intestinalis* par exemple, l'estomac possède une teinte jaunâtre. Sa cavité est revêtue d'un épithélium formé de cellules cylindriques entremêlées de nombreuses cellules caliciformes. Les premières ont un cytoplasme chargé de granulations jaunâtres. Ces enclaves réduisent fortement l'acide osmique et donnent sous l'action de l'acide sulfurique et de l'iode les réactions de la cholestérine et des acides gras biliaires. Les cellules caliciformes renferment aussi des substances grasses mais aucune trace d'éléments biliaires (**Roule**, 85 b).

L'épithélium intestinal du même animal est constitué de cellules ciliées et caliciformes, mais aucune ne présente les réactions biliaires des éléments cellulaires stomacaux. Dans la région pylorique débouche, chez *Ciona* comme chez les Thalides, une glande pylorique formée par la réunion de conduits épithéliaux ramifiés à la surface de l'estomac et de l'intestin.

Chez une Ascidie composée, *Fragaroides aurantiacum*, **Maurice** (88 b) considère l'estomac comme la cavité digestive principale. C'est en effet dans la région stomacale que les sucs digestifs sont déversés sur les aliments. La paroi de cette poche caractérisée macroscopiquement par l'existence de sillons presque constants chez la plupart des Ascidies, est douée de propriétés hépatiques; ces cellules épithéliales ont un aspect jaune verdâtre dû à la production dans leur cytoplasme d'enclaves biliaires. Dans la paroi stomacale elle-même, au milieu de sa hauteur, débouche la glande intestinale. Elle est constituée

par une série de tubes plus ou moins volumineux qui se ramifient à la surface de l'intestin terminal. Ces tubes se rassemblent en un seul canal collecteur qui débouche dans l'estomac. L'auteur pense qu'elle est de nature glandulaire digestive puisqu'elle se jette directement dans l'estomac; c'est pour cela qu'il lui attribue le nom de *glande intestinale* annexe.

La fonction hépatique ou plus exactement biliaire qui était répartie chez les deux types précédents sur toute la surface stomacale, commence à se spécialiser chez les Molgulides (**de Lacaze-Duthiers**, 74 b). Aux dépens de certaines zones des parois de l'estomac de *Molgula tubulosa* se produisent des enfoncements longitudinaux très marqués, ayant une forme de gouttière ou de pli à concavité intérieure, dont les parois ont l'aspect extérieur caractéristique d'une zone hépatique, une coloration brun verdâtre et la constitution histologique suivante : un revêtement épithélial formé de cellules à cytoplasme chargé de pigments biliaires.

Chez d'autres Molgulides et chez les Cynthies, la complication est poussée encore plus loin. Les régions différenciées dans le sens hépatique de la paroi stomacale ont donné naissance à de petits diverticules. La position de ces diverticules hépatiques se restreint et se précise chez les Cynthies par exemple; ces différenciations morphologiques des parois du tube digestif recouvrent la région caudale de l'estomac et s'étendent parfois sur le début de l'intestin proprement dit (**Roule**, 85 b); mais, même chez les Tuniciers dont la région hépatique est la plus perfectionnée, la paroi stomacale garde encore une constitution histologique identique à celle des diverticules hépatiques. Le foie n'est qu'une annexe glandulaire de l'estomac : comme le fait remarquer **Roule** (85 b), il ne diffère de l'estomac ni par sa constitution histologique, ni par ses fonctions physiologiques.

Chez les Molgulides et les Cynthies, qui possèdent le plus haut degré de développement de la glande hépatique, les diverticules de cet organe présentent un début de ramification, et forment une petite masse arrondie, accolée à un point variable de la paroi intestinale; chez tous ces animaux il existe aussi une glande intestinale annexe qui possède les caractères généraux de la glande pylorique des Tuniciers.

Les caractères de cette glande du tube digestif ont été étudiés chez les Ascidies par **Winiwarter** (95 b). Au point de vue des voies excrétrices de la glande, l'auteur a vu que, chez un grand nombre d'Ascidies, il y avait plus d'un canal excréteur, et qu'on pouvait en trouver jusqu'à cinq, six et même jusqu'à onze. Dans ce cas la glande affecte la forme d'un réseau; ces conduits se rendent soit directement à l'estomac, soit à la portion pylorique de cette cavité, soit même à l'extrémité antérieure de l'intestin moyen. En ce qui concerne la structure de cette glande, les parois des tubes qui la constituent seraient formées par une seule couche de cellules épithéliales à noyaux ovalaires et revêtue extérieurement par une membrane basale incolore. **Winiwarter** n'apporte aucun fait concernant la structure intime des cellules constitutives de cette glande, et pour lui la nature de la fonction évidemment digestive de cet organe est encore problématique.

Cyclostomes.

Pétromyzontides. — L'existence d'une glande hépatique annexe de l'intestin moyen des Pétromyzontides est un fait connu depuis fort longtemps, mais ce n'est qu'assez récemment que l'étude du développement de cet organe a été faite et qu'on a signalé l'existence d'une autre glande annexe de nature pancréatique.

Balfour (81 c) considère la première ébauche hépatique chez de jeunes Ammocœtes comme un diverticule unique de la paroi ventrale de l'intestin. Ce diverticule s'étend rapidement et forme une glande tubulaire; de ventral qu'il était, son orifice dans le duodénum devient latéral, puis dorsal. A ce conduit hépatique est annexée une vésicule biliaire enclavée dans le tissu hépatique. **Balfour** ne décrit pas de formation pancréatique chez la larve, bien qu'il indique l'existence d'une glande pancréatique, très réduite il est vrai, chez le *Petromyzon* adulte et déjà signalée par **Langerhans** (75 c).

Legouis (82 c), à défaut de renseignements sur la formation du foie et de la glande pancréatique du *Petromyzon marinus*,

observe quelques faits importants sur l'anatomie de ces organes. Le pancréas de *Petromyzon* est un petit amas situé entre le foie et la cavité intestinale; cet amas se répand d'une façon plus ou moins diffuse dans les feuillets de la valvule médiane et pénètre avec ce feuillet dans l'intérieur même de la cavité duodénale, par l'intermédiaire de ce pli qu'on a nommé valvule spirale.

Le foie ne possède pas plus que le pancréas de canaux excréteurs; les éléments cellulaires de ces deux organes sont en rapport intime avec des lacunes veineuses appartenant l'une au territoire de la veine porte, l'autre à une des branches de ce tronc, la veine pancréatique. D'après **Legouis**, la sécrétion de ces deux glandes annexes de l'intestin serait versée non dans la cavité intestinale, mais dans le milieu interne, spécialement le sang veineux.

Götte (90 c) suit les transformations successives de la cavité intestinale de *Petromyzon fluviatilis*. La cavité intestinale primitive, qui était globuleuse, s'allonge et présente à son extrémité antérieure une dilatation. La partie dorsale de cette dilatation, sous-jacente à la région céphalique de la plaque médullaire, deviendra l'intestin antérieur; l'autre extrémité, qui s'est creusée dans les cellules vitellines, est la première trace d'un diverticule hépatique. C'est en ce point que commencerait la région intestinale dont la limite postérieure est l'abouchement des conduits excréteurs du rein céphalique.

Des modifications importantes se produisent ensuite dans le conduit intestinal moyen; ce sont des transformations dans les corps cellulaires des cellules vitellines de cette région et une oblitération complète à ce niveau du conduit qui s'était formé. C'est du diverticule hépatique que part la nouvelle cavité de l'intestin moyen qui s'accroît dans la direction de l'extrémité caudale à travers les cellules vitellines.

Le foie est la seule glande annexe de l'intestin moyen de la larve du *Petromyzon* qu'ait observée **Götte**. Il se développerait aux dépens d'une partie de la dilatation céphalique de la cavité intestinale primitive; sa formation est donc chronologiquement antérieure à celle de l'intestin moyen définitif. D'abord largement ouvert dans la cavité intestinale, le diverticule

hépatique se pédiculise, prend la forme d'un sac appendu à l'extrémité céphalique de l'intestin moyen.

L'étroit conduit qui forme l'ébauche d'un canal excréteur hépatique débouche à l'union de l'œsophage avec l'intestin moyen. Bientôt la couche cellulaire unique qui formait les parois du diverticule hépatique se multiplie et donne naissance à des tubes épithéliaux, qui sont l'origine du tissu glandulaire proprement dit du foie. L'un de ces diverticules secondaires terminés en cul-de-sac, situé au côté droit de l'ébauche hépatique, se dilate en une vésicule creuse, l'ébauche d'une vésicule biliaire. Le conduit efférent de cette vésicule se jette avec les autres diverticules dans l'évagination hépatique primitive. D'abord médian et ventral, l'orifice du canal excréteur du foie passe au côté droit du tube digestif, puis à la face dorsale à côté du mésentère; après la disparition de ce dernier, le conduit hépatique se jette dans l'intestin en traversant la valvule spirale.

Dès les premières formations vasculaires sanguines, l'ébauche hépatique de *Petromyzon* est en rapport intime avec des vaisseaux venus de la masse des cellules vitellines, plus tard des parois de l'intestin moyen, les veines hépato-intestinales de Götte ou veines subintestinales. Chez des larves avancées, la veine subintestinale droite persiste seule sous le nom de veine porte.

Signalées déjà par Nestler (90 c), l'atrophie et la disparition des canaux excréteurs du foie et de la vésicule biliaire sont observées et étudiées par Bujor (91 c). Pendant les stades de passage de l'état larvaire à l'état adulte, la communication entre la vésicule biliaire et l'intestin s'efface. L'épithélium des canaux hépatiques se désagrège et la couche fibreuse qui l'entourait ne se distingue plus.

L'auteur a trouvé, comme Legouis (82 c), une accumulation de follicules situés au commencement de la valvule spirale, entre les mailles du tissu conjonctif qui entoure l'épithélium de l'intestin. Ces follicules pancréatiques n'ont pas de canal excréteur mais touchent fréquemment l'épithélium de l'intestin et y pénètrent même. Cette conformation glandulaire prend un

développement plus considérable pendant la période de transformation larvaire.

La seule modification structurale qui s'y produise est la disparition ou tout au moins la profonde transformation du conjonctif, qui entourait les follicules épithéliaux du pancréas. La constitution histologique de ces follicules serait la même que celle du foie, d'où la confusion de **Schneider** (79 c) qui les considérait comme un organe hépatique.

Les recherches de **Kupffer** (93 c) sur des larves de *Petromyzon Planeri* l'amènent aux résultats suivants. En face d'une large évagination de la paroi ventrale intestinale, premier rudiment du foie, l'auteur observe sur la paroi dorsale un petit diverticule, l'ébauche du pancréas. Ultérieurement l'ébauche hépatique primitivement unique se divise par des plissements de ses parois en trois diverticules secondaires, un médian et deux latéraux, qui communiquent avec la cavité intestinale par un large pédicule creux, dernier reste du diverticule primitif. Le petit diverticule pancréatique dorsal s'accroît latéralement en deux prolongements creux qui longent sur les côtés les parois du tube digestif. Celui de ces deux diverticules, qui est à gauche de la ligne médiane, ne donne pas naissance à un parenchyme pancréatique, mais à du tissu lymphoïde. Le diverticule droit forme un petit cul-de-sac latéral que l'auteur considère comme un pancréas rudimentaire; en effet, il ne se développe, à ce niveau, aucune trace de tissu pancréatique proprement dit et le diverticule latéral droit vient s'accoler, puis se fusionner au diverticule latéral droit de l'ébauche hépatique; cette portion du foie de la larve se comporte comme une ébauche pancréatique d'un Vertébré plus élevé. Les trois ramifications hépatiques creuses, nées de l'évagination primitive de l'intestin, forment chacune du tissu hépatique; de plus, le diverticule médian se différencie en partie en une ébauche de vésicule biliaire; le conduit hépatique primitif s'atrophie, et l'ébauche du foie emprunte le diverticule pancréatique droit comme canal excréteur. A un stade avancé du développement de la larve, le conduit excréteur biliaire s'ouvre donc au côté dorsal de l'intestin.

Brachet (97 *c*) cherche à contrôler les données de **Kupffer**

mais arrive à des conclusions très voisines de celles de **Balfour**. La première ébauche hépatique qu'il rencontre est un diverticule creux de la paroi intestinale ventrale, qui se divise en trois évaginations secondaires dont l'une est médiane, les deux autres latérales. Le pédicule creux qui réunit ces trois diverticules secondaires s'insère sur la paroi intestinale droite. Par suite d'une constriction isolant de plus en plus le foie du reste du tube digestif, le pédicule creux va se transformer en un canal excréteur de petit calibre. L'embouchure de ce canal sur la paroi de l'intestin se déplacera de plus en plus vers la droite et atteindra enfin la paroi dorsale, puis la paroi latérale gauche de l'intestin où il se terminera.

Aux stades où **Kupffer** décrit une ébauche pancréatique dorsale, **Brachet** n'en trouve ni au côté dorsal, ni à la face ventrale de l'intestin; il n'a pu déterminer aux dépens de quelle portion de l'ébauche hépatique primitive se forme la vésicule biliaire; à un stade un peu plus avancé, cette vésicule apparaît comme une dilatation d'un des tubes épithéliaux ramifiés du foie.

Brachet recherche d'autre part l'origine de la glande pancréatique annulaire, signalée par **Langerhans** (75 c) et **Schneider** (79 c) au début de l'intestin moyen. Les follicules de **Langerhans** se produisent en assez grand nombre, aux dépens des couches profondes de l'épithélium du tube digestif, sur tout le pourtour de la région de transition entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen. La cavité intestinale ne prend aucune part à la formation de ces follicules; primitivement pleins ils s'engagent dans le tissu caverneux qui entoure le tube digestif, en ce point. Ultérieurement, à l'intérieur d'un certain nombre de ces bourgeons pleins apparaît une lumière assez réduite, sans communication avec celle du tube digestif; d'autres, par contre, restent pleins et massifs. Quelques-uns de ces follicules ainsi constitués se séparent de l'épithélium qui leur a donné naissance, les autres restent unis à la paroi intestinale.

Brachet ne croit pas qu'on puisse considérer ces follicules comme appartenant à un organe pancréatique; cette glande annexe de l'intestin ne se serait pas encore isolée du tube

digestif chez l'Ammocœte; elle serait représentée par des cellules uniquement localisées à toute la région antérieure de l'intestin moyen. Ces éléments épithéliaux sont garnis d'un plateau cilié et présentent dans leur cytoplasme diverses modifications en rapport avec des phénomènes sécrétoires; leur présence donnerait à l'extrémité antérieure de l'intestin moyen la valeur d'une région pancréatique proprement dite, tandis que d'après l'auteur les follicules signalés par **Legouis** (82 c) pourraient être comparables à une portion du tissu pancréatique des Vertébrés supérieurs, les îlots de **Langerhans**.

Giacomini (00 c) trouve chez *Petromyzon marinus* un organe glandulaire qu'il considère comme une véritable glande pancréatique. Située à l'extrémité antérieure de l'intestin moyen, elle est constituée par quelques follicules isolés et dans sa plus grande partie par une masse glandulaire principale. Ni ces follicules, ni la glande proprement dite, ne possèdent chez l'adulte de connexion avec l'épithélium de l'intestin; il n'y a aucune trace de conduit excréteur. Les follicules sont répartis sur la paroi ventrale de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen et aux côtés de la valvule spirale. La masse glandulaire principale s'étend en direction cranio-caudale de l'extrémité antérieure de la valvule spirale jusqu'à sa base, où elle subit une légère interruption, puis elle reparaît au-dessous de la partie adhérente de cette valvule, et augmentant de volume elle vient se loger à la face dorsale et concave du foie. **Giacomini** ajoute à cette description anatomique des détails sur la structure histologique du pancréas de *Petromyzon marinus* et considère les follicules et les acini glandulaires comme nés de la paroi épithéliale de l'intestin, sans présenter aucun rapport avec le cholédoque.

Myxinoïdes. — Le développement du foie et du pancréas de ces animaux n'a pas fait l'objet de travaux spéciaux.

Le foie de Myxine adulte est divisé en deux lobes dont partent deux canaux biliaires. Ces conduits hépatiques se réunissent dans le canal efférent de la vésicule biliaire. Un lacis veineux du système porte tapisse la périphérie des lobes hépatiques et se trouve relié à une grosse veine centrale par des

capillaires veineux. Le parenchyme de la glande est constitué par des tubes épithéliaux, qui donnent à l'organe, en coupe microscopique, un aspect très voisin de celui de la glande sous-maxillaire des Vertébrés supérieurs, **Holm** (97 d).

Maas (96 d) a signalé chez *Myxine glutinosa* un organe pancréatiforme. C'est une masse glandulaire épithéliale, située au côté ventral de l'intestin, à la face dorsale du foie et appendue au conduit excréteur de la vésicule biliaire. Les rapports que contractent avec le canal cystique les éléments cellulaires, constituant l'organe pancréatiforme, sont assez variables ; mais d'une façon générale, l'auteur le considère comme formé de lobules qui déversent leur produit de sécrétion dans le conduit de la vésicule biliaire par de petits canaux. Ces derniers drainent les canalicules décelables entre les éléments sécréteurs. L'auteur ne sait s'il doit assimiler cet organe glandulaire à un pancréas ventral de Vertébré supérieur ou même, par analogie avec ce qui se passerait chez l'Ammocœte d'après **Kupffer** (93 c), à un pancréas dorsal ou une portion de pancréas dorsal.

Chez *Bdellostoma Stouti*, **Maas** (96 d) décrit un organe à peu près semblable appendu cette fois au cholédoque. Ce conduit envoie des prolongements dans chaque lobule épithélial qui se décompose lui-même en lobules plus petits. L'auteur considère cette glande pancréatiforme de *Bdellostoma* comme ayant atteint un degré de développement supérieur à celui qu'elle présente chez Myxine. La nature pancréatique de cet organe a été mise en doute par **Brachet** (97 c) qui considère comme très douteuse l'existence d'un pancréas chez les Cyclostomes.

— En passant des Cyclostomes aux Sélaciens nous nous élevons brusquement d'un vaste degré dans l'échelle des Vertébrés, ce n'est qu'exceptionnellement qu'on pourra rencontrer encore des dispositions primitives chez les adultes des animaux supérieurs aux Cyclostomes, aussi ne décrirai-je qu'accessoirement le foie et le pancréas complètement développés pour m'attacher surtout à dégager les premiers phénomènes d'apparition de ces organes.

Sélaciens.

Torpedo. — **Balfour** (78 e, 81 e) décrit la première ébauche hépatique des embryons de *Torpedo,* sous forme d'une évagination unique de la paroi ventrale du futur duodénum et située en avant de l'orifice du conduit ombilico-intestinal. Ce diverticule unique se diviser bientôt en deux branches creuses, latérales, très développées; ultérieurement, entre ces deux diverticules latéraux et en arrière d'eux, apparaît un diverticule médian qui débouche dans le pédicule commun aux deux autres. Ces diverticules latéraux se transforment en canaux hépatiques et donnent par prolifération de leurs parois les travées épithéliales du foie; ces cordons pleins s'enchevêtrent dans un réseau veineux particulier, né de la veine ombilicale et de la veine sub-intestinale ou splanchnique. Le diverticule médian s'allonge, se renfle à son extrémité distale et se pédiculise à l'autre, il forme la vésicule biliaire et son canal efférent, le canal cystique. La réunion de ce conduit avec les canaux hépatiques se fait à l'extrémité distale du diverticule primitif et principal, branché sur la paroi intestinale; ce dernier canal forme le cholédoque, qui s'ouvre, chez l'embryon avancé en développement, en avant de l'extrémité antérieure de la valvule spirale.

Le pancréas naît sur la paroi dorsale de l'intestin moyen; c'est d'abord un diverticule de la paroi intestinale situé exactement en face de l'évagination hépatique, au niveau d'un plan qui passerait en avant de l'orifice ombilico-vitellin. Le diverticule pancréatique, primitivement en large communication avec la cavité intestinale, s'en isole en partie par une constriction allant d'avant en arrière. Il n'est appendu à ce moment au tube digestif que par un pédicule assez étroit, l'ébauche du conduit excréteur; son extrémité distale, d'autre part, prolifère, donne naissance à de nombreuses ramifications creuses, ébauche du parenchyme glandulaire de l'adulte.

Les recherches de **Hammar** (93 e) ont été faites au moyen de la méthode de reconstructions plastiques. Au point où la paroi

ventrale de l'intestin se continue avec le canal vitellin des embryons de *Torpedo ocellata*, elle présente en avant de ce conduit une gouttière longitudinale formant avec la direction générale de l'intestin un angle assez accentué. C'est au niveau du sommet de cet angle que partent de chaque côté de la gouttière, deux diverticules non entièrement symétriques, de la paroi intestinale. Entre ces deux évaginations latérales et aux dépens de la gouttière médiane, apparaît déjà à ce moment l'ébauche d'un troisième diverticule du feuillet intestinal.

A un stade plus avancé du développement, ce diverticule médian forme une saillie assez accentuée, de chaque côté de laquelle sont appendus les diverticules latéraux. Ces derniers ne communiquent plus avec la cavité intestinale que par l'intermédiaire du précédent.

Le pancréas dorsal forme à ce moment un petit diverticule dorsal, il est situé un peu en arrière de l'ébauche hépatique, et s'incurve légèrement à gauche, puis dans la suite se recourbe à droite de l'intestin.

L'ébauche hépatique évolue de la façon suivante : les trois diverticules se pédiculisent au niveau de leur point d'attache au tube digestif. Le conduit commun né par ce processus formera ultérieurement le conduit excréteur du foie ou cholédoque. Les deux diverticules latéraux fournissent l'ébauche proprement dite du parenchyme hépatique et se transforment eux-mêmes en conduits hépatiques. Le diverticule médian s'allonge, se dilate à son extrémité pour donner la vésicule biliaire; sa portion proximale insérée sur le cholédoque se rétrécit et forme le canal cystique.

Dès le début de la formation du foie de *Torpedo*, **Hammar** remarque que des deux gros vaisseaux qui se jettent dans le cœur, la veine omphalo-mésentérique gauche est la plus volumineuse. La veine vitelline droite, d'un calibre réduit, disparaît presque entièrement dans le cours du développement; c'est la veine vitelline gauche qui forme à elle seule la veine sub-intestinale ou porte.

Brachet (96 e) reprend avec la même méthode les recherches de **Hammar** sur le même matériel. Il retrouve une gouttière

longitudinale de la paroi ventrale du tube digestif, allant de l'extrémité postérieure du sinus veineux au conduit ombilico-intestinal. Dans sa région craniale, cette gouttière donne à la face dorsale des veines omphalo-mésentériques deux diverticules latéraux ; à sa partie caudale, entre ces deux gros troncs veineux, elle fait saillie en avant en formant un diverticule médian ; par suite d'une constriction entre ces diverticules et l'intestin, constriction qui porte sur la gouttière hépatique, un pédicule creux supporte désormais ces trois portions de l'ébauche. Les deux diverticules hépatiques latéraux se transforment en tissu hépatique, c'est l'ébauche proprement dite du foie ; elle est réunie au pédicule commun, futur cholédoque, par les deux canaux hépatiques. Le diverticule médian ne forme jamais de tissu hépatique, il se transforme en vésicule biliaire et en canal cystique.

Le pancréas apparaît chez *Torpedo* sous forme d'un petit diverticule de la paroi dorsale du tube digestif, en face de l'extrémité caudale de l'ébauche hépatique. Le diverticule pancréatique est dirigé d'arrière en avant ; il semble être dérivé d'une gouttière qui se serait transformée par une constriction allant dans le sens crânio-caudal. Au dernier stade étudié par **Brachet**, le diverticule pancréatique est encore parfaitement médian ; ses parois se continuent en arrière avec celles de la partie dorsale de la valvule spirale de l'intestin. Pas plus que **Balfour** (78 e), l'auteur ne trouve d'ébauche pancréatique ventrale chez *Torpedo*.

Mayr (97 e) signale une ébauche pancréatique à un stade fort jeune du développement de *Torpedo* (environ 50 protovertèbres). A ce stade l'ébauche hépatique est représentée par un diverticule large et renflé latéralement, mais ces traces des futurs lobes hépatiques droit et gauche ne sont pas encore ramifiées. L'extrémité antérieure de l'ébauche pancréatique atteint un plan passant par l'ébauche du foie ; c'est la portion dorsale et médiane de l'ébauche intestinale qui commence à s'isoler en avant par constriction. Les parois de cette région ne se distinguent en rien par leur épaisseur ou leur constitution de celles de l'intestin : une très légère gouttière longitudinale marque seulement la limite entre l'intestin proprement dit et le futur pancréas. Aucun

accroissement du calibre dorso-ventral de l'intestin n'atteint d'autre part cette région, et aucune limite ne peut lui être assignée en arrière. Ultérieurement, le processus de constriction, qui apparaît déjà à cette époque, continuant à se produire d'avant en arrière, une gouttière pancréatique proprement dite commence à se former et se trouve nettement isolée en avant sous forme de tube pancréatique. Les parois de la gouttière plus ou moins directement en rapport avec l'épithélium du cœlome, se distinguent alors de celles de l'intestin par une épaisseur plus considérable et un assez grand nombre de divisions cellulaires ; la constriction, qui avait débuté en avant, se produit aussi en arrière, limitant ainsi nettement du côté caudal l'ébauche pancréatique et lui donnant la forme d'un diverticule de l'intestin. Ainsi délimitée cette ébauche s'étend au dessous de quatre segments mésodermiques. En même temps que se fait le début de pédiculisation du pancréas, l'ouverture du conduit hépatique primitif se rétrécit et se rapproche sur la face ventrale de l'intestin de l'ébauche pancréatique, située au côté dorsal ; par contre, ce point de soudure de la veine et de l'artère ombilicales ne s'est pas déplacé par rapport à l'intestin, il constitue avec les limites antérieure et postérieure du pancréas trois points fixes pendant cette période de développement de l'intestin de *Torpedo*.

Les modifications qui vont se produire dans la position des ébauches pancréatique et hépatique sont dues au développement de la spirale intestinale. Le grand diamètre de l'intestin, dorso-ventral au niveau des diverticules du foie et du pancréas, pivote de 90° autour d'un amas de mésenchyme condensé, qui est l'ébauche de la valvule spirale. Le diverticule pancréatique s'incurve par ce fait et vient déboucher au côté gauche de l'intestin, tandis que le cholédoque s'y jette à droite. **Mayr** fait remarquer que ce changement de position apparent des ébauches en question est général chez les Vertébrés. **Stoss** (91 e) en aurait seul donné une explication en le rapportant à une torsion du duodénum ; je considère la chose comme exacte, mais je crois que le sens de cette torsion doit être rapporté à l'asymétrie veineuse, la veine omphalo-mésentérique droite persistant seule à ce niveau chez

les Vertébrés supérieurs. Ce mouvement de torsion a pour effet, chez les Sélaciens, d'amener l'ébauche du pancréas dorsal au contact de plusieurs branches veineuses, issues de la veine subintestinale, dérivée de la veine omphalo-mésentérique gauche. La veine omphalo-mésentérique droite s'atrophie presque en entier chez les Sélaciens. Cette incurvation du pancréas à droite peut être considérée comme la prolongation sur l'ébauche pancréatique du processus de formation de la valvule spirale. A ce niveau cette valvule spirale ne se produit pas par suite de la pédiculisation complète, isolant le pancréas de l'intestin, mais il est permis de croire, ajoute **Mayr**, que les ancêtres des Sélaciens ne possédaient pas de glande pancréatique distincte de l'intestin et que le pancréas des Chondroptérygiens actuels n'est autre chose qu'une différenciation d'une portion de l'intestin spiral. L'auteur pense du reste, que cette région pouvait être garnie d'un épithélium différencié dans le sens de la sécrétion et constituait une véritable zone pancréatique de l'intestin. Les modifications qui se produisent dans l'ébauche pancréatique de *Torpedo*, après la constitution du diverticule pancréatique, sont surtout en rapport avec la formation du tissu glandulaire et ne nous intéressent pas directement ici ; il faut pourtant, d'après **Mayr**, citer encore un fait intéressant : le déplacement de l'abouchement des conduits excréteurs hépatique et pancréatique sur l'intestin se continue. Par suite du développement de la valvule spirale, l'intestin subit encore dans la même région une torsion de 90°, le conduit pancréatique s'ouvre à la face ventrale de l'intestin en face du cholédoque, qui se jette du côté dorsal.

Choronshitzky (99 e) retrouve par l'étude de coupes de *Torpedo* les mêmes dispositions essentielles de l'ébauche hépatique, que **Brachet** (96 e) avait étudiées au moyen de la méthode de reconstruction plastique. Située immédiatement en arrière du *sinus venosus*, cette ébauche présente trois diverticules : un médian qui s'insinue entre les veines omphalo-mésentériques, deux latéraux, intimement en contact avec ces veines qu'ils recouvrent au côté latéro-dorsal. La caractéristique de la première ébauche du pancréas, d'après l'auteur, est un allongement dorsal du calibre de l'intestin qui s'insinue, en formant une

véritable gouttière pancréatique entre les feuillets mésodermiques des parois du cœlome. Cette gouttière, qui est une véritable évagination dorsale de l'intestin, correspond au niveau de la partie moyenne de l'ébauche hépatique.

Les modifications ultérieures de l'ébauche hépatique, telles que les décrit **Choronshitzky** diffèrent peu des résultats obtenus par **Brachet** (97 e). Le diverticule médian de l'ébauche du foie qui s'est pédiculisée, forme l'appareil cystique, la vésicule biliaire et son canal efférent; les deux diverticules latéraux fournissent les travées épithéliales du parenchyme glandulaire de l'organe, et se transforment en conduits hépatiques, qui se réunissent au canal cystique pour former le cholédoque. La gouttière pancréatique subit une constriction marchant d'avant en arrière qui l'isole, sous forme de diverticule, de la partie dorsale de l'intestin. La partie distale de ce diverticule donne le parenchyme glandulaire; la portion proximale se transforme en conduit excréteur du pancréas.

Seule des deux veines omphalo-mésentériques, la gauche persiste : elle forme la veine sub-intestinale qui se rend au foie en se divisant en deux branches (la droite dérive de la veine omphalo-mésentérique). L'auteur complète ces renseignements sur le développement du pancréas, du foie et du système veineux hépatique ou porte, en indiquant les variations de position de l'abouchement des conduits excréteurs pancréatique et hépatique, tels que **Mayr** (97 e) les avait signalées.

D'après ces travaux il semble établi que, chez Torpedo, la première ébauche du foie est un diverticule de l'intestin, situé sur la paroi ventrale du tube digestif, en arrière de l'union des deux veines omphalo-mésentériques, en avant du sac vitellin. Cette évagination primitivement simple pousse des diverticules secondaires, deux latéraux qui fournissent la majeure partie du tissu hépatique, un ventral médian qui ne donne jamais naissance aux travées épithéliales du foie et se transforme en une vésicule biliaire et son conduit efférent, le canal cystique. Ce dernier s'unit aux canaux hépatiques qui dérivent des diverticules latéraux de l'ébauche du foie, et débouche dans l'intestin par un conduit commun, le futur cholédoque.

L'unique ébauche du pancréas de Torpedo est une gouttière à parois épaisses de la région dorsale de l'intestin, un peu en arrière du niveau de l'ébauche hépatique. Cette première ébauche du pancréas est recouverte par les parois de la cavité cœlomique et correspond comme étendue, dans le sens cranio-caudal, à quatre segments proto-vertébraux. Elle s'isole de l'intestin par une constriction marchant d'avant en arrière et forme un diverticule de la face dorsale du tube digestif. Par son extrémité distale, ce diverticule forme le parenchyme glandulaire pancréatique, par son extrémité proximale, un conduit excréteur qui débouche dans l'intestin en face du cholédoque.

Par suite de la formation de la spirale intestinale, la région hépatique et pancréatique subit une rotation de 180°. L'ébauche du pancréas s'incurve, vient se mettre en rapport avec des branches de la veine sub-intestinale (veine omphalo-mésentérique gauche) qui s'engagent avec l'artère mésentérique dans la valvule spirale; son conduit efférent débouche désormais à la face ventrale de l'intestin, en le contournant sur le côté gauche. Le cholédoque se jette dans le tube digestif au côté dorsal, en face du canal pancréatique.

— Chez *Scyllium* et *Pristiurus*, **Balfour** (78 e) et **Mayr** (97 e), ont fait des constatations identiques à celles réalisées chez *Torpedo* en ce qui concerne le développement du foie et du pancréas. Chez *Pristiurus melanostomus*, **Mayr** (97 e) signale le développement d'une véritable vésicule sur le trajet du conduit excréteur pancréatique. L'ébauche pancréatique d'embryons avancés en développement de cet animal est formée de deux lobes, qui ont chacun un petit canal efférent; ces conduits se jettent directement dans la dilatation ampullaire du canal excréteur commun.

Acanthias. — Le pancréas dorsal de cet animal est, à l'origine, d'après **Laguesse** (94 e), une gouttière mal limitée, à parois épaissies, de la face dorsale de l'intestin. Cette gouttière possède des parois plus épaisses que celles de la région intestinale voisine, elle se sépare graduellement de l'intestin par étranglement et soudure de ses bords et forme un diverticule aplati et pédiculé.

Le processus continuant à se produire, l'ébauche du pancréas

n'est plus réunie à l'intestin que par un pédicule mince et creux, ébauche du conduit excréteur. Pendant ce temps, la partie distale de l'ébauche se ramifie, pousse des diverticules secondaires et donne ainsi naissance au parenchyme glandulaire de l'organe. Le canal pancréatique s'allonge et subit, par suite du développement de la spirale intestinale, un changement de position très marqué; d'abord dorsal il s'ouvre au côté gauche puis au côté ventral de l'intestin et finit même par atteindre son côté droit chez des embryons âgés.

La première ébauche du foie d'*Acanthias* est une profonde gouttière de la paroi ventrale de l'intestin immédiatement en arrière du sinus veineux, où se jettent les deux veines omphalo-mésentériques. Cette évagination hépatique est située immédiatement en avant de l'intestin primitif, largement ouvert sur le vitellus. Les limites de l'ébauche du foie ne sont par conséquent pas précises en arrière et même, d'après l'auteur, un certain nombre de cellules endodermiques, reposant sur le vitellus, contribueraient à accroître le futur organe hépatique.

Primitivement simple, le diverticule hépatique se complique en se transformant en deux évaginations secondaires latérales. Un petit bourgeon creux médian donne naissance à l'appareil cystique; les diverticules latéraux forment la totalité du tissu hépatique, mais malgré ce fait, Laguesse homologue les bourgeons latéraux de l'ébauche hépatique aux ébauches pancréatiques ventrales des autres Vertébrés. Cette comparaison ne semble pas suffisamment justifiée et les observations de Brachet (96 e) chez *Torpedo* ont montré que ces diverticules latéraux de l'ébauche hépatique, n'avaient en rien les caractères morphologiques que présentent les ébauches pancréatiques ventrales chez les Vertébrés supérieurs.

Téléostomes.

Crossoptérygiens. — Le principal représentant de cette classe de Poissons osseux, le Polyptère, n'a pas été étudié au point de vue du développement des glandes annexes de son intestin. Les

renseignements que j'ai trouvés sur son anatomie sont même fort rudimentaires en ce qui touche le tube digestif. **Gegenbaur** (01 m) et **Wiedersheim** (86 m) donnent des figures représentant l'intestin moyen et ses annexes chez le Polyptère, mais ni dans leur dessin, ni dans le texte de leur ouvrage, il n'est fait mention du pancréas de ce Poisson. Cela n'a rien de très étonnant, pour peu que l'on sache combien récente est la notion exacte d'une glande pancréatique chez les Poissons, dont on peut facilement se procurer des échantillons (**Legouis** 73 m). Il est fort douteux que le Polyptère fasse exception et ne présente pas une glande pancréatiforme, de nature très primitive peut-être et de dimensions fort réduites.

Le foie de ce Poisson a par contre attiré et frappé l'attention par sa forme bizarre. C'est un organe allongé, décomposable en un certain nombre de portions, l'une antérieure, pleine, profondément creusée par le passage du canal pylorique, l'autre, postérieure, très allongée et très grêle. Cette dernière est divisée en deux lobes extrêmement longs accolés à l'intestin et réunis entre eux par un mince conduit biliaire et de nombreux vaisseaux sanguins. La vésicule biliaire est un petit organe piriforme, absolument dégagé de tout parenchyme hépatique et situé au niveau du conduit pylorique de l'intestin.

Le Polyptère possède en outre un petit appendice pylorique unique, situé à l'union du canal pylorique avec l'intestin moyen proprement dit.

Dipneustes. — Les recherches embryologiques de différents auteurs en ce qui concerne les Poissons de cette classe, n'ont encore apporté aucune étude complète concernant le développement du foie et du pancréas.

Les seuls renseignements que j'ai trouvés se rapportent à *Ceratodus*. **Semon** (01 g) qui a étudié une série très riche des embryons de cet animal, signale la première ébauche du foie chez un embryon de $9^{mm},8$. Le rudiment de cet organe est un diverticule, dirigé d'arrière en avant, de la région ventrale et moyenne de l'intestin. Chez un embryon plus développé, le diverticule hépatique primitif se bifurque. Au côté dorsal de l'intestin

un peu plus en arrière que l'ébauche du foie, se produit un petit diverticule, ébauche du futur pancréas.

L'auteur annonce du reste une étude plus détaillée du développement des glandes annexes de l'intestin moyen chez *Ceratodus*.

Ganoïdes.

Acipenser. — **Salensky** (80 f) n'a pas observé les premières phases du développement du foie d'*Acipenser ruthenus*. Au stade où il le trouve, c'est un diverticule ventral et en partie compact de la paroi intestinale, situé en face du *repli de l'intestin moyen*, et qui s'avance en avant sans atteindre l'extrémité postérieure du cœur. Cette ébauche est reliée à l'intestin par un conduit assez étroit, le futur cholédoque; l'abouchement du conduit hépatique dans l'intestin moyen primitif marquerait la limite antérieure de l'intestin moyen définitif.

Le pancréas apparaît probablement à la même époque que le foie; au stade le plus jeune étudié par l'auteur, l'ébauche pancréatique était représentée par un diverticule assez long de la face dorsale de l'intestin; ce diverticule prend naissance dans le repli qui sépare la paroi postérieure de l'estomac de celle de l'intestin. L'ébauche pancréatique s'allonge et perd sa cavité en se transformant en organe glandulaire.

Balfour (81 f) décrit chez les embryons d'Esturgeon des particularités fort curieuses, déjà observées par **Salensky**, et concernant les rapports du vitellus et de l'ébauche hépatique.

Le vitellus est renfermé en totalité, au moment où apparaît la première ébauche hépatique, dans une portion renflée de l'intestin qui donnera l'estomac. Le foie se développe sous forme de diverticules multiples, partis de la paroi ventrale de l'intestin, en arrière du futur estomac. Ces diverticules naissent à la face ventrale du sac vitellin et arrivent en contact avec l'ébauche cardiaque. L'ébauche hépatique reçoit la veine sub-intestinale qui, après s'être ramifiée à l'intérieur de l'organe, se reconstitue pour se rendre au sinus veineux du cœur. Au stade larvaire où apparaissent les diverticules du foie, une ébauche pancréatique

bien développée s'ouvre dans le duodénum, au même niveau que le foie; l'auteur du reste n'en indique ni l'origine ni la position exacte.

Kupffer (92 f) voit la première ébauche du foie d'*Acipenser sturio* se former sur la paroi ventrale de l'intestin vitellin dans sa région antérieure. Ce conduit hépatique primitif semble reculer ensuite sur la paroi intestinale et acquérir postérieurement une situation en arrière de la masse vitelline; cette position n'est que secondaire et due à une constriction marchant dans le sens cranio-caudal; elle provient aussi en partie de la disparition du vitellus en arrière de l'ébauche hépatique, après la formation du pli de l'intestin moyen.

En ce qui concerne le développement du pancréas d'*Acipenser*, **Kupffer** lui décrit quatre ébauches, deux dorsales et deux ventrales : au début de la formation du pli intestinal moyen, apparaît, immédiatement en arrière de ce pli et aux dépens de son feuillet postérieur, un petit diverticule dorsal de la cavité intestinale, c'est l'ébauche pancréatique dorsale caudale. La seconde ébauche dorsale ou ébauche craniale apparaît à la base du pli intestinal moyen, au point où ce pli atteint presque l'orifice du canal hépatique; ce second diverticule pancréatique dorsal va s'accroître entre les deux feuillets du pli intestinal. Les ébauches pancréatiques ventrales se forment par des diverticules du conduit hépatique. Les pancréas dorsaux s'accroissent de chaque côté de la ligne médiane; l'un, le caudal, surtout en avant, l'autre, le cranial, marche à la rencontre du précédent. Les deux moitiés droites de chaque ébauche dorsale se fusionnent. Les deux moitiés gauches se transforment en tissu splénique, puis se fusionnent en une rate unique. Les ébauches pancréatiques ventrales ont pris un développement considérable.

L'ébauche ventrale droite se soude avec la moitié droite de l'ébauche dorsale craniale, puis les deux ébauches ventrales se fusionnent en avant et en arrière du cholédoque.

Les deux ébauches dorsales perdent leur conduit excréteur et ne débouchent plus dans l'intestin que par le conduit excréteur de l'ébauche pancréatique ventrale droite, à côté du cholédoque; le conduit excréteur de l'ébauche ventrale gauche per-

siste également. A un stade avancé du développement, le canal pancréatique ventral droit se jette dans l'intestin, à côté du cholédoque, par l'intermédiaire d'un appendice pylorique situé au côté droit de l'intestin; de même, le conduit pancréatique ventral gauche débouche dans un appendice pylorique, situé au côté gauche de l'intestin.

L'ébauche pancréatique d'*Acipenser* contracte d'après Kupffer des rapports intéressants avec le système veineux, spécialement avec les veines de l'intestin moyen. La veine principale de cette région intestinale suit le côté droit de l'intestin; lorsqu'elle atteint l'extrémité postérieure du pancréas, elle est complètement entourée par cette ébauche; elle s'en dégage en traversant le lobe droit du pancréas ventral et forme la branche droite de la veine porte.

Les recherches de M. le Professeur Nicolas (03 f) ont porté sur *Acipenser ruthenus*; d'après lui, le foie des embryons de cet animal apparaît à un stade très jeune, sous forme de petits bourgeons multiples de la paroi ventrale du sac vitellin de l'intestin (futur estomac). Dans ces bourgeons s'engagent de petites cavités étroites et courtes qui sont des prolongements de la lumière intestinale. La région intestinale, qui portait ces rudiments de diverticules, se péduculise par un phénomène de constriction cranio-caudal. L'ébauche du foie, qui porte à son extrémité distale les travées épithéliales issues des bourgeons primitifs, débouche par un conduit proximal, ou cholédoque, à la limite postérieure du futur estomac.

L'époque de l'apparition du pancréas dorsal paraît aussi précoce que celle du foie. C'est primitivement un petit diverticule de la région dorsale et postérieure du sac vitellin de l'intestin. C'est en avant du point d'abouchement de ce diverticule pancréatique dans le tube digestif que se déprime la paroi intestinale en un repli accentué, le pli intestinal moyen. A mesure que ce pli s'enfonce, l'orifice du pancréas dorsal qui n'est plus médian mais dévié à droite, et reste voisin du sommet de ce pli intestinal, se rapproche de celui du cholédoque. En même temps l'ébauche pancréatique principale s'allonge, son extrémité libre ou distale semble fixe et conserve une situation à peu près

identique à celle qu'occupait l'ébauche primitive. Cette ébauche pancréatique est absolument la seule ébauche dorsale d'*Acipenser ruthenus*; il est fort possible qu'il en soit de même chez *Acipenser sturio*. L'erreur probable de **Kupffer** proviendrait de l'examen de séries de coupes défectueuses et incomplètes. Certaines coupes sagittales de M. **Nicolas** montrent l'ébauche unique du pancréas dorsal sectionnée en deux points différents, l'un au sommet du pli intestinal moyen où elle débouche, et l'autre à la base de ce pli; c'est là que **Kupffer** figure ses deux ébauches pancréatiques dorsales.

Les pancréas ventraux d'*Acipenser ruthenus* se forment d'après M. **Nicolas** sur les deux côtés du cholédoque, un peu en arrière de l'ébauche cystique; dès leur origine ils sont en rapport intime avec les deux veines sub-intestinales correspondantes, qui se rendent à l'ébauche hépatique. Ultérieurement les deux ébauches pancréatiques ventrales se soudent entre elles, puis à l'ébauche dorsale qui débouche désormais dans l'intestin par leur intermédiaire.

Lepidostée. — Chez les embryons de cet animal, **Balfour** et **Parker** (82 f) ont vu le foie se développer aux dépens d'un diverticule primitivement unique de la face ventrale de l'intestin. Cette ébauche hépatique est située en avant de la masse vitelline qui est contenue dans un sac vitellin externe.

Ces auteurs n'ont rencontré qu'une seule ébauche pancréatique située au côté dorsal de l'intestin. Le pancréas en se développant entoure le conduit excréteur du foie ou cholédoque.

Amia calva. — **Dean** (97 f) figure en coupes transversales l'ébauche du foie de cet animal, sous forme d'un diverticule creux de la partie antérieure de l'entoderme vitellin; ce diverticule hépatique a une direction cranio-dorsale.

Piper (02 f) considère la première ébauche du foie d'*Amia calva* comme formée par une gouttière à concavité inférieure de l'entoderme vitellin, immédiatement en avant du point où il se continue avec la paroi inférieure de l'intestin céphalique. Cette gouttière hépatique se transforme en un diverticule par reploiement et soudure de ses lèvres; ce diverticule qui prend ainsi naissance, grâce à un processus entièrement comparable à celui

qui transforme en un tube la gouttière intestinale, est d'abord branché sur la face craniale du conduit omphalo-entérique, puis directement sur l'intestin. La glande hépatique qui commence à se former est reliée alors au tube digestif par un conduit très allongé, le cholédoque.

Des ébauches pancréatiques, la dorsale apparaît en premier lieu; c'est une évagination de la paroi intestinale dorsale, située un peu en arrière de l'ébauche hépatique. Deux bourgeons pancréatiques ventraux se forment ensuite aux dépens de l'épithélium du cholédoque, près de son embouchure dans l'intestin. Ultérieurement, les deux pancréas ventraux forment en se soudant l'un à l'autre un anneau complet autour du cholédoque: ils se fusionnent ensuite avec la masse glandulaire dorsale dont le canal excréteur disparaît. L'auteur n'a vu nulle trace d'un pancréas dorsal caudal analogue à celui signalé par **Kupffer** (92 f) chez l'Esturgeon.

Téléostéens.

Truite. — **Balfour** (81 h) signale chez la Truite la première apparition du foie sous forme d'une expansion pleine du tube digestif, également sans trace de lumière à ce stade.

Laguesse (89 h) dans une première note confirme l'existence du pancréas chez les Poissons osseux. Cet organe naît aux dépens d'un bourgeon allongé et plein de la paroi dorsale du tube digestif, en un point un peu postérieur au niveau de l'ébauche hépatique. Ce bourgeon plein se sépare de l'intestin par une constriction analogue à celle qui se produit au niveau de l'ébauche du foie. Le canal excréteur du pancréas ainsi formé est un conduit très court, qui se déplace pour déboucher au côté droit de l'intestin, au voisinage du cholédoque.

Göppert (93 h) considère la première ébauche du pancréas dorsal chez la Truite, comme un prolongement de l'épithélium intestinal du côté dorsal. Dans ce bourgeon plein apparaissent quelques cavités lacunaires isolées. Le foie se développe au même moment; c'est d'abord une simple évagination allongée

de la paroi ventrale de l'intestin, qui donnera ultérieurement le conduit excréteur de la glande. Une constriction à la partie proximale de cette ébauche rétrécit de plus en plus le conduit hépatique. A la suite de la courbure de la région antérieure de l'intestin moyen, le pancréas dorsal s'incline à droite, le foie un peu à gauche.

Sur la paroi du conduit hépatique primitif se développent, à droite et à gauche des diverticules, les deux ébauches pancréatiques ventrales; leur cavité débouche dans le cholédoque. L'ébauche pancréatique dorsale par suite de son incurvation du côté droit s'est mise en rapport avec la veine porte et vient se souder au bourgeon pancréatique ventral droit; l'ébauche pancréatique ventrale gauche s'accroît en avant et en arrière du cholédoque et vient se fusionner avec la masse pancréatique déjà formée. Le cholédoque paraît s'ouvrir au côté droit de l'intestin ; entre lui et le pancréas dorsal se trouve la veine porte. Le canal pancréatique dorsal s'atrophie puis disparaît; les deux conduits pancréatiques ventraux se rapprochent l'un de l'autre et finissent par se fusionner, débouchant alors par un seul conduit, avec le cholédoque dans la cavité intestinale, puis isolément à côté du conduit biliaire.

Stöhr (93 h) remarque que la première ébauche du pancréas de la Truite apparaît avant celle du foie, sous forme d'un bourgeon plein de la paroi intestinale dorsale. L'ébauche primitive du foie est un épaississement médian de la paroi ventrale du tube digestif. D'abord assez éloignées l'une de l'autre, les deux ébauches hépatique et pancréatique se rapprochent et arrivent presque à se faire face sur l'intestin. L'une, ébauche du pancréas s'incline à droite, dorsalement, l'autre celle du foie s'incurve à gauche du côté ventral. Alors que la lumière intestinale est déjà apparue au niveau des ébauches en question, aucune cavité ne se montre encore à leur intérieur. Ultérieurement se développe par propagation de la lumière intestinale, un court canal excréteur pancréatique; de même l'ébauche hépatique se creuse. De chaque côté du conduit hépatique ainsi formé se développent deux bourgeons cylindriques. L'extrémité de celui du côté gauche est libre, celui du côté droit est contigu

au bord caudal du pancréas dorsal. Ce sont les ébauches pancréatiques ventrales. Le pancréas dorsal, ainsi uni au ventral droit, perd son canal excréteur et emprunte celui du pancréas ventral. Ultérieurement, le conduit hépatique se déplace, vient s'ouvrir au côté droit de l'intestin; les ébauches pancréatiques ventrales s'en séparent et débouchent isolément au côté caudal du conduit hépatique par un tronc commun.

Laguesse (94 h) décrit une masse endodermique pleine, représentant la région moyenne intestinale, aux dépens de laquelle se formeront le pancréas et le foie. Cette masse cellulaire très développée dans le sens dorso-ventral, s'étale à sa partie ventrale sur le vitellus. Au niveau de sa portion dorsale, deux sillons latéraux commencent à isoler la première ébauche du pancréas dorsal, où apparaissent quelques cavités. La région hépatique se distingue en ce que, à ce niveau, l'entoderme du tube digestif ne s'isole pas du vitellus. Le pancréas dorsal se différencie de la paroi dorsale intestinale par une constriction qui donne naissance à un petit conduit pancréatique. Le pédicule du foie primitivement plein se creuse et sur les faces de ce futur cholédoque apparaissent deux bourgeons pancréatiques accessoires ou ventraux. Ces deux bourgeons s'unissent autour du cholédoque et le droit, s'accroissant, va se fusionner au pancréas dorsal, dont le conduit excréteur disparaît. Le conduit pancréatique dérive d'un conduit qui se perd dans les ébauches pancréatiques ventrales et qui débouche à côté du cholédoque sur une petite papille. A peu de distance de sa terminaison, ce canal excréteur du pancréas offre une dilatation ampullaire caractéristique dans laquelle débouchent des canalicules plus fins venus de la glande.

Dès les premiers stades de son développement, la masse pancréatique commune dérivée des trois ébauches tend à se mettre en rapport intime avec le système veineux sus- et sous-intestinal. Chez la Truite, le pancréas de l'adulte est un organe très disséminé qui envoie des coulées de tous côtés; le développement de ces prolongements extraordinairement dissociés ne se fait pas au hasard; mais, suivant Laguesse, ils se soumettraient dans leur distribution à une loi constante établissant une connexion

intime entre l'ébauche du pancréas et le système veineux porte. La veine porte est même entourée d'un anneau complet de tissu glandulaire et une petite coulée pancréatique suit cette veine jusqu'à l'intérieur du foie; c'est là un rudiment des lobes pancréatiques, intra-hépatiques, ou plus exactement veineux-porte de plusieurs Poissons osseux.

Stricker (99 h) étudie avec la méthode de reconstruction plastique le développement du foie et du pancréas chez la Truite. Il voit apparaître l'ébauche hépatique sous forme d'une évagination arrondie de la paroi ventrale de l'intestin, le pancréas dorsal sous forme d'un bourgeon presque sphérique de la paroi dorsale. L'évagination hépatique, massive du reste, comme celle du pancréas, s'accroît surtout vers la région caudale et droite. Les ébauches pancréatiques ventrales apparaissent comme deux crêtes à l'union de la poche hépatique et de l'intestin. Ces ébauches s'individualisent, naissant, d'après **Stricker**, nettement des parois de l'intestin. Ultérieurement, elles se fusionnent entre elles et avec le pancréas dorsal qui perd son canal excréteur. La vésicule biliaire se développe sous forme d'une dilatation du conduit hépatique.

En résumé, chez la Truite, le pancréas et le foie se développent aux dépens d'une zone de l'intestin moyen, nommée par **Laguesse** (94 h) *région hépato-pancréatique. De cette masse pleine se différencient une crête dorsale arrondie, une éminence ventrale également globuleuse. Cette dernière est l'ébauche du foie; primitivement pleine, comme le tube digestif à ce stade, elle reste en intime connexion avec le sac vitellin et se creuse plus tard d'une cavité, dont la partie proximale rétrécie formera le conduit excréteur biliaire. Une dilatation de ce conduit est la première ébauche de la vésicule biliaire.*

Le pancréas se constitue aux dépens de trois ébauches, l'une dorsale dont j'ai indiqué plus haut la première apparition; cette crête, mal limitée en avant et en arrière, se distingue peu à peu de l'intestin par une constriction circulaire. Devenue un bourgeon plein appendu au tube digestif, l'ébauche pancréatique dorsale entre en connexion avec la veine porte et se différencie en parenchyme glandulaire et en canal excréteur.

Les ébauches pancréatiques ventrales apparaissent sur les parois de l'intestin, de chaque côté de l'insertion du futur cholédoque. Elles se fusionnent autour de ce canal et la droite se réunit au pancréas dorsal; ce dernier perd son canal excréteur et emprunte celui des ébauches ventrales, qui se fusionnent en un tronc commun, débouchant à côté du cholédoque dans l'intestin.

— Chez *Idus miniatus*, **Göppert** (93 h) signale quelques légères différences avec la Truite. Les ébauches pancréatiques ventrales n'entourent pas le cholédoque, mais pour le reste l'auteur suppose que les processus de développement sont les mêmes que chez les autres Poissons osseux.

— L'intestin moyen des Téléostomes, en outre du foie et du pancréas, présente encore une autre glande annexe, les *tubes pyloriques*. Ce sont des diverticules de la paroi intestinale située au début du duodénum, en nombre variable suivant les espèces. Pendant longtemps on les a pris pour le pancréas des Poissons, alors que **Legouis** (73 m) n'avait pas encore découvert cette glande; puis on leur a refusé toute nature glandulaire, en les considérant seulement comme des organes d'absorption, de même que la glande pylorique des Tuniciers. En outre des résultats obtenus par **Krukenberg** et **Blanchard** (cités par **Bondouy**), les recherches plus récentes de **Bondouy** (99 m) chez un certain nombre de Téléostéens, ont montré que ces formations jouent un rôle actif dans la digestion. Les propriétés du liquide sécrété par ces tubes sont entièrement comparables et très voisines de celles du suc pancréatique, en ce qui concerne le pouvoir protéolytique et la saccharification de l'amidon. Mais le suc des appendices pyloriques n'a aucune action sur les graisses. Au point de vue physiologique les appendices pyloriques ne sont donc pas homologues du pancréas, mais complètent partiellement l'action de cette glande. **Bondouy** a fait encore une remarque extrêmement importante, en ce qui concerne les propriétés physiologiques de l'intestin moyen des Téléostéens. Chez certains de ces Poissons, tels que les Cyprinoïdes, les appendices pyloriques manquent; dans ce cas toute la muqueuse de l'intestin moyen sécrète un liquide digestif contenant de la trypsine; par contre, chez les Poissons possé-

dant des évaginations pyloriques de la muqueuse intestinale, ce n'est que dans ces tubes, que cette muqueuse sécrète un ferment protéolytique. De même que chez les Tuniciers, j'ai rappelé comment les propriétés hépatiques communes à des cellules répandues indistinctement sur toute la muqueuse de l'estomac se localisent peu à peu en un organe différencié en tant que glande hépatique, de même chez les Téléostomes la muqueuse ne conserve un pouvoir digestif qu'en un point déterminé situé à l'entrée de l'intestin moyen, et qui subit une différenciation morphologique en appendices pyloriques. Ces tubes, véritable glande intestinale annexe, appartiennent à cette région essentiellement digestive, où se trouvent aussi le foie et le pancréas, l'intestin moyen situé en arrière est plus particulièrement absorbant.

Au point de vue anatomique, les appendices pyloriques font déjà leur apparition chez les Sélaciens, notamment chez quelques Squales primitifs (*Læmargus*, *Scymnus*), mais ils n'atteignent pas chez ces animaux un grand développement, ils appartiennent plus spécialement aux Téléostomes.

Le Polyptère possède un appendice pylorique unique, situé à l'union du tube pylorique avec l'intestin moyen proprement dit.

Chez les Dipneustes on n'a pas signalé d'appendices pyloriques et même, d'après **Gegenbaur** (01 m), la muqueuse de l'intestin moyen de *Protopterus* serait dépourvue de glandes et uniquement absorbante.

Parmi les Ganoïdes, *Polyodon* présente une disposition que **Gegenbaur** considère comme primitive; c'est l'existence, au niveau de l'union du tube pylorique avec l'intestin moyen, d'un vaste récessus qui est à proprement parler un appendice pylorique. L'extrémité distale de ce récessus se divise en une série de petits appendices secondaires. Chez *Acipenser*, le pédicule commun à ces appendices se serait incorporé à la paroi du tube digestif et les tubes accolés les uns aux autres débouchent isolément dans l'intestin. Au niveau de leur orifice, la muqueuse présente un grand nombre de sillons creux, revêtus d'un épithélium glandulaire. Tout cet ensemble peut donc être considéré comme un véritable organe sécréteur (**Gegenbaur**). Cette

différenciation particulière du début de l'intestin moyen en plus de l'existence du foie et du pancréas, se retrouve avec un développement très considérable chez les Téléostéens; mais ici on est loin de la disposition primitive d'un tube unique ramifié ou non. Les tubes pyloriques des Poissons osseux sont très nombreux et branchés sur l'intestin dorsal soit isolément, soit par groupes plus ou moins nombreux et comprenant un nombre d'appendices variables, réunis en un même conduit commun à la paroi intestinale.

La disposition et la constitution des appendices pyloriques est si simple, qu'il est inutile d'entrer dans des détails en ce qui concerne leur développement. Mais il est nécessaire de faire remarquer, à la suite de **Laguesse** (94 h), que leur apparition est assez tardive surtout comparée à celle du foie et du pancréas. La présence de glandes dans la muqueuse qui les revêt est controversée; certains auteurs veulent n'y voir que de simples culs-de-sac de la paroi intestinale et, malgré les recherches physiologiques de **Bondouy** (99 m), je les place sous toutes réserves dans les glandes annexes de l'intestin moyen.

Amphibiens.

Certains auteurs ont donné quelques renseignements sur le développement du foie et du pancréas chez ces animaux, sans préciser l'espèce à laquelle ils faisaient allusion.

Ainsi **Balfour** (81 i) décrit l'origine du foie des Amphibiens, sous forme d'un diverticule unique qui se divise ensuite en deux branches secondaires et qui est situé à la face ventrale de l'intestin, à l'extrémité antérieure de la masse vitelline.

Minot (94 i) considère aussi un diverticule unique de l'intestin comme ébauche hépatique, le diverticule pénètre à la face ventrale des cellules vitellines; le cœur se forme en avant de ce diverticule et plus tardivement.

Hertwig (96 i) et **Kollmann** (98 i) confirment les notions précédentes. Le dernier de ces deux auteurs attribue aux Amphibiens trois ébauches pancréatiques, une dorsale et deux ventrales.

Grenouille. — Shore (91 i) voit apparaître la première ébauche hépatique chez l'embryon de Grenouille, sept jours après la fécondation. C'est une évagination ventrale de l'intestin, dans la partie antérieure de la masse des cellules vitellines. Les cellules qui bordent ce diverticule prennent rapidement un aspect de cellule intestinale; puis le diverticule hépatique primitif se recourbe en avant, toujours entouré de cellules vitellines qui se transforment en tissu hépatique proprement dit; ce tissu dérive aussi d'autre part, de proliférations cellulaires des parois du conduit hépatique primitif. Les cordons hépatiques ainsi formés se transforment en partie en canaux hépatiques débouchant dans le conduit excréteur primitif qui devient le cholédoque.

Göppert (91 i) décrit trois ébauches pancréatiques chez *Rana temporaria*. La première apparue est une évagination de la paroi dorsale de l'intestin. Elle s'accroît progressivement surtout du côté droit, sous forme d'un diverticule. Les deux autres ébauches ou ébauches ventrales sont deux diverticules symétriques de chaque côté du conduit hépatique. Ultérieurement les deux ébauches ventrales se fusionnent au côté droit du cholédoque. Chez des larves plus avancées, toutes les ébauches pancréatiques ne forment plus qu'une masse commune, possédant trois conduits excréteurs, deux se rendant au cholédoque, un autre au côté dorsal de l'intestin. Ce dernier s'atrophiera tandis que les deux autres se rapprochent entre eux. Le cholédoque entouré par le pancréas dans sa partie proximale présente des changements de direction, qui lui donnent un enroulement caractéristique. Les ébauches pancréatiques de *Rana* sont en connexion intime après leur fusion, avec la veine qui se rend à l'organe hépatique.

Les recherches de Weysse (95 i) ont porté sur des embryons de *Rana esculenta* et de *Rana temporaria*. Cet auteur considère la première ébauche hépatique de *Rana*, non comme un diverticule de l'intestin antérieur, mais comme une fissure en forme de gouttière, qui se produit en arrière de la cavité buccale primitive et se creuse dans la masse des cellules vitellines. Cette gouttière d'abord très étroite s'élargit et, continuant à se développer, donne

à son extrémité ventrale deux cavités secondaires, un conduit hépatique postérieur ou caudal, puis un antérieur ou céphalique; ce dernier résulterait d'un plissement, ou bien pourrait être considéré comme un vrai diverticule de la gouttière hépatique. L'auteur est de l'avis que les premières ébauches pancréatiques de la Grenouille ne sont pas des diverticules ou des évaginations de l'intestin, mais des différenciations par constrictions de groupes de cellules vitellines; le processus qui leur donne naissance serait entièrement comparable à celui qui préside à l'apparition de l'ébauche du foie et de celle des poumons. Les rudiments du pancréas sont d'abord des masses pleines, puis la cavité intestinale s'y prolonge et les transforme en véritables diverticules.

Stöhr (95 i) trouve la première ébauche du pancréas dorsal de *Rana* sous forme d'un bourgeon plein de la paroi dorsale du tube digestif, en face de l'abouchement du conduit hépatique primitif. Cet épaississement est en connexion avec les ponts d'union de l'hypocorde et de l'entoderme intestinal, mais, dans la suite du développement, la fusion entre certains points de l'hypocorde et du pancréas dorsal disparaît.

L'auteur signale en outre deux ébauches pancréatiques ventrales, mais il a vainement cherché dans un épaississement de l'entoderme, à l'extrémité postérieure de l'intestin, l'ébauche d'un second pancréas dorsal; ce point épaissi est en rapport uniquement avec le développement de l'intestin caudal.

Bien que l'auteur n'attire pas l'attention sur ce point, je ferai remarquer que l'épaississement de l'entoderme intestinal que **Stöhr** rapporte à l'ébauche pancréatique dorsale (pl. VIII, fig. 2 et 3) répond à quatre proto-vertèbres, et en même temps à un même nombre de ponts hypocordaux qui sont disposés d'une façon segmentaire.

Hammar (97 i) reconnaît comme les précédents auteurs, la différenciation de l'ébauche hépatique de la Grenouille aux dépens d'une masse de cellules vitellines, située immédiatement en arrière du cœur. Cette masse fait plus ou moins saillie du côté ventral et forme ainsi une proéminence hépatique où se prolonge la lumière intestinale. L'auteur fait

remarquer qu'il faut homologuer cette cavité hépatique, non au conduit hépatique des autres animaux, mais à la gouttière hépatique elle-même. Une constriction se produit à la base de cette masse cellulaire et la cavité hépatique se dirige en arrière, tandis que naît en avant d'elle un diverticule, futur cholédoque, et à son côté ventral une petite évagination, le futur système cystique ; finalement la cavité hépatique ne semble plus qu'un canal qui réunit à l'intestin le cholédoque et l'ébauche de la vésicule biliaire.

Choronshitzky (99 i) étudie des stades de développement de *Rana temporaria* où déjà l'ébauche hépatique présente un rudiment de vésicule biliaire ; il n'existe plus aussi à ce moment qu'une masse pancréatique unique. Malgré ce fait il est encore possible de reconnaître l'origine de cet amas glandulaire. Les deux ébauches pancréatiques ventrales se sont fusionnées au côté dorsal du canal cholédoque, tandis que leurs conduits excréteurs se soudent à la face ventrale du conduit hépatique pour y déboucher par un orifice unique et former ainsi autour du cholédoque un anneau pancréatique continu.

Une autre voie excrétrice du pancréas se rend à l'extrémité craniale du duodénum, c'est la trace de la portion proximale du diverticule pancréatique dorsal.

Le canal cholédoque reçoit d'autre part deux de ses ramifications, le conduit hépatique et le canal cystique ; ce dernier porte la vésicule biliaire à son extrémité distale.

On peut considérer comme actuellement acquis les faits suivants en ce qui concerne le développement des glandes intestinales annexes de Rana.

Le foie se développe très tôt, avant l'apparition du cœur, par un écartement entre les cellules de la masse vitelline à son extrémité antérieure. Cet écartement donne naissance à une cavité dirigée dans le sens dorso-ventral, qui est une cavité hépatique. De l'extrémité ventrale et antérieure de cette cavité, naîtra un diverticule, portion distale du futur cholédoque et à la face ventrale, une petite excavation, la vésicule biliaire. En se restreignant à mesure que l'ébauche du foie s'isole du reste de la masse des cellules vitellines et de l'intestin, la cavité hépatique donnera la partie

proximale du conduit hépatique ou cholédoque; ce conduit se prolongera dans la masse hépatique, par des canalicules différenciés aux dépens des travées de l'organe et portera un canal cystique auquel est annexée la vésicule biliaire; cette dernière formation dérive comme le conduit cystique de l'évagination ventrale précitée.

Le pancréas de Rana provient de trois ébauches, l'une, dorsale, est primitivement un épaississement de la paroi intestinale dorsale en face de l'orifice de la cavité hépatique. Cet épaississement très précoce, et en rapport direct avec l'hypocorde, se creuse ultérieurement, donne du tissu glandulaire après être entré en connexion plus ou moins étroite avec la veine porte et va se fusionner avec une masse glandulaire, résultant de la confluence de deux diverticules pancréatiques ventraux, nés sur les côtés du cholédoque. Plus tard le conduit excréteur de l'ébauche pancréatique dorsale s'atrophie et le pancréas ne débouche plus dans l'instestin que par l'intermédiaire des canaux excréteurs ventraux qui se jettent dans le cholédoque.

Crapaud. — L'importante monographie de Götte (75 i) porte sur *Bombinator igneus*; cet auteur trouve une ébauche pancréatique dorsale qui se présente sous forme d'un épaississement de la paroi intestinale, plus tard creusé d'une cavité et situé en face de l'ébauche hépatique. En outre, deux bourgeons pancréatiques ventraux se développent aux dépens de l'épithélium des parois du cholédoque, tout près de son extrémité proximale. Le pancréas dorsal s'inclinant à droite vient se fusionner avec l'ébauche pancréatique ventrale gauche, en passant en arrière du cholédoque. Cette dernière ébauche ne produirait que peu de tissu glandulaire, mais probablement contribue à former le conduit excréteur de la glande adulte, tandis que les canaux excréteurs des ébauches dorsale et ventrale droite s'atrophieraient.

En ce qui concerne l'ébauche hépatique, elle est représentée par une évagination sacciforme de la paroi ventrale de l'intestin dans la région antérieure. Ce diverticule largement ouvert d'abord dans la cavité du tube digestif, s'en isole plus ou moins par un phénomène de constriction cranio-caudal. Ainsi prend

naissance un conduit assez étroit. A ses dépens s'isole une évagination à parois épaisses qui est l'ébauche de l'appareil cystique, la vésicule biliaire et son canal efférent; c'est aussi de ce conduit excréteur du foie ou cholédoque que naissent les pancréas ventraux.

Göppert (91 i) retrouve chez *Bufo vulgaris* les mêmes dispositions essentielles des ébauches pancréatiques que chez *Rana*. L'une dorsale au côté dorsal de l'intestin, en face de l'ébauche hépatique, deux autres ventrales sur les côtés du conduit hépatique. L'accroissement de l'ébauche dorsale qui prend la forme d'un diverticule, se fait au côté droit de l'intestin, elle va se fusionner avec la masse commune à ce moment des deux ébauches ventrales et perd ultérieurement son canal excréteur.

Triton. — Göppert (91 i) étudie des larves de *Triton alpestris*. La glande pancréatique de cet animal possède trois ébauches, une dorsale et deux ventrales; l'ébauche dorsale est une évagination aplatie de la paroi dorsale de l'intestin, au niveau de la première manifestation de la torsion gastro-duodénale du tube digestif. Au moment de la formation de cette ébauche, les cellules qui la constituent, se différencient aussi des cellules qui appartiennent au reste de la paroi intestinale, ce sont des éléments hauts et étroits, répartis en une seule couche et renfermant peu de vitellus. L'évagination pancréatique dorsale devient un diverticule qui s'allonge au côté droit de l'intestin. Les deux ébauches ventrales sont des diverticules qui se développent symétriquement des deux côtés du conduit hépatique, tout près de l'abouchement de ce dernier dans l'intestin. Entre elles deux, la paroi ventrale du canal hépatique présente une évagination, la future vésicule biliaire. L'ébauche pancréatique ventrale droite s'accroissant aussi du côté droit de l'intestin, atteint l'ébauche dorsale avec laquelle elle se fusionne. Ultérieurement l'ébauche pancréatique ventrale gauche se joint à la masse pancréatique commune en passant en avant, au côté droit plus exactement, du cholédoque. Les deux conduits excréteurs des ébauches pancréatiques ventrales se rapprochent et se fusionnent.

Avant que la masse pancréatique commune soit constituée, l'auteur remarque dans l'intervalle entre la paroi intestinale et

l'ébauche pancréatique ventrale droite, un vaisseau veineux qui provient des parois du tube digestif et se rend à l'ébauche hépatique. C'est le rudiment de la veine porte qui plus tard sera entièrement entourée de tissu pancréatique.

Le même auteur a fait des constatations identiques touchant le développement du pancréas chez *Triton tæniatus*.

Woit (97 i), à propos du développement de la rate chez *Triton tæniatus*, observe des embryons où les deux ébauches pancréatiques ventrales sont déjà fusionnées en une masse commune. Le conduit excréteur du pancréas dorsal débouche à ce moment dans l'intestin duodénal, non loin du cholédoque, au côté gauche du duodénum. L'ébauche pancréatique dorsale se fusionne ultérieurement avec la masse des pancréas ventraux.

Gianelli (01 i et 02 i) divise la masse des cellules vitellines de l'ébauche du foie du Triton en deux parties, l'une antérieure pénétrée par les vaisseaux veineux, s'organise en cordons cellulaires et donne le tissu proprement dit du foie; la portion postérieure est creusée d'un prolongement de la lumière intestinale et forme le conduit hépatique. A ce niveau, l'ébauche hépatique ne présente aucune ligne de démarcation tranchée avec les cellules vitellines de la paroi intestinale. C'est de ce point que naîtront ultérieurement les ébauches pancréatiques ventrales. La vésicule biliaire se constitue aux dépens d'un petit amas de cellules vitellines appartenant à l'ébauche hépatique primitive; son conduit excréteur s'en détache et se rend au conduit hépatique, c'est le canal hépatò-cystique. Le point où le conduit excréteur du foie débouche dans l'intestin varie par suite de la formation des deux courbures intestinales à concavité caudale et craniale; le conduit hépato-entérique, primitivement branché à gauche, se jette maintenant au côté dorsal de l'intestin.

D'après le même auteur, le pancréas du Triton possède trois ébauches distinctes. L'ébauche dorsale est la plus précoce. Elle n'est d'abord représentée que par un bourrelet formé par les cellules vitellines de la paroi intestinale dorsale, la lumière intestinale se prolonge dans ce bourgeon plein au niveau de son milieu. Le bourrelet pancréatique dorsal se pédiculise d'avec la paroi intestinale et fait une forte saillie au côté droit et dorsal

de l'intestin; dans l'encoche ainsi produite est logée la veine porte.

Les ébauches pancréatiques ventrales se forment aux dépens de l'extrémité postérieure de l'ébauche hépatique primitive. Ce sont deux amas pleins de cellules vitellines, isolées entre elles au côté cranial et fusionnées au côté dorsal avec l'amas de cellules vitellines de la paroi intestinale ventrale. Dans ces bourgeons pancréatiques ventraux pénètre, à un moment donné, un prolongement de la cavité intestinale, et plus spécialement de la lumière du conduit hépato-cystique. Ultérieurement, le pancréas dorsal se fusionne au côté dorsal de la veine porte avec le pancréas ventral droit, et au côté ventral de la même veine avec le pancréas ventral gauche.

Les deux pancréas ventraux se soudent, leurs deux conduits excréteurs se fusionnent et débouchent dans le conduit excréteur du foie. L'ébauche du pancréas ventral gauche ne s'isole pas complètement de celle du foie et lorsque le développement du parenchyme glandulaire de ces deux organes est assez avancé, il est possible de trouver une véritable continuité entre les tubes glandulaires du pancréas ventral gauche et les travées épithéliales du foie. (Bien que les indications de **Gianelli** concernant les rapports des différents organes vis-à-vis du plan médian sagittal soient exactes, les coupes qu'il figure sur les planches annexées à son travail ont une orientation inverse de celle habituellement adoptée.)

Les faits concernant le développement du pancréas et du foie chez le Triton diffèrent peu de ceux résumés plus haut concernant la Grenouille. Mais certains points ont été plus précisés chez le Triton par les derniers observateurs : La cavité hépatique des embryons de cet animal est revêtue par des cellules vitellines qui se continuent sans ligne de démarcation avec celles de l'intestin. C'est aux dépens de ces cellules vitellines hépato-intestinales, en réalité purement intestinales, puisque la cavité hépatique n'est qu'une évagination de l'intestin, que prendront naissance les différentes portions des organes qui nous intéressent. Les cellules vitellines qui sont situées en avant du diverticule hépatique sont en rapports intimes avec des vaisseaux veineux. C'est à ce niveau

que se constituera le parenchyme glandulaire caractéristique de la glande hépatique. La masse de cellules vitellines qui entoure la portion proximale de la cavité hépatique se transforme en conduit excréteur hépatique auquel s'adjoint un appareil cystique.

Les pancréas ventraux naissent aussi de cette même région des cellules vitellines et s'isolent d'abord des éléments de la paroi intestinale, puis de ceux de la masse vitelline hépatique. Mais cet isolement n'est jamais complet pour l'ébauche pancréatique ventrale gauche. A ce niveau persiste une continuité très intéressante entre ce tissu hépatique et le tissu pancréatique.

L'ébauche du pancréas dorsal s'édifie également aux dépens d'éléments vitellins, situés à la face dorsale du tube intestinal. L'union des trois bourgeons pancréatiques se fait au côté droit de l'intestin et tout autour de la veine hépatique; la masse glandulaire unique ainsi formée est en rapport intime avec le système veineux porte et débouche dans le tube digestif par deux conduits excréteurs; l'un dérive de l'ébauche pancréatique dorsale, et se rend directement à l'intestin, l'autre, résultant de la fusion des canaux excréteurs des ébauches ventrales, se jette dans le cholédoque.

Salamandre. — **Choronshitzky** (99 i) trouve l'ébauche hépatique d'embryons de *Salamandra maculosa* de 9 millimètres sous forme d'un diverticule ventral, à l'union de l'intestin antérieur avec l'intestin moyen ou vitellin. En arrière de ce diverticule hépatique, une petite évagination située également au côté ventral de la paroi intestinale, représente la première ébauche de la vésicule biliaire. Ultérieurement cette ébauche cystique paraît appendue au côté ventral du canal cholédoque; le processus d'incorporation de l'ébauche cystique au cholédoque est le suivant. Du diverticule hépatique primitif dérive seulement le canal hépatique, qui se joint au conduit cystique pour déboucher dans le cholédoque; ce dernier provient d'une partie de la cavité intestinale, isolée au moment de la constriction circulaire qui individualise l'ébauche hépatique.

Le pancréas dorsal se présente aux mêmes stades, sous forme d'un petit diverticule terminé en cul-de-sac et branché sur la paroi dorsale de l'intestin. Sa première apparition est repré-

sentée par l'existence dans la même région, en face de l'ébauche hépatique, d'une gouttière de la paroi intestinale ; le diverticule pancréatique dorsal dérive de la gouttière par suite d'un phénomène de constriction cranio-caudal. La pédiculisation de cette ébauche s'accroît en même temps que son allongement ; elle s'incline à droite du plan médian, et entre ainsi en rapport avec la veine mésentérique, principal affluent de la veine porte.

Les ébauches pancréatiques ventrales naissent sur la paroi intestinale, au point où elle se continue avec la paroi ventrale du cholédoque et spécialement avec l'ébauche cystique.

Toutes deux ont la forme de diverticules épithéliaux ; le droit est en rapport immédiat avec la veine mésentérique ; il s'allonge et marche à la rencontre de l'ébauche pancréatique dorsale. Les rapports primitifs entre les pancréas ventraux et l'ébauche cystique sont tels, chez *Salamandra*, que l'auteur considère ces trois formations comme dérivant d'une seule et même région.

L'ébauche pancréatique dorsale s'accroissant progressivement, passe sur le côté droit puis au côté ventral de la veine mésentérique, primitivement veine omphalo-mésentérique ; son canal excréteur débouche au côté droit de l'intestin. Les deux pancréas ventraux se fusionnent au côté dorsal du cholédoque et ultérieurement se réunissent à l'ébauche dorsale.

Necturus. — **Choronshitzky** (99 i) retrouve chez les embryons de *Menobranchus lateralis*, les mêmes dispositions caractéristiques que chez *Salamandra* : un diverticule hépatique en arrière duquel est une légère évagination, ébauche cystique réunie sur un canal commun, le cholédoque. Dans ce conduit débouchent les ébauches pancréatiques ventrales, qui se fusionnent entre elles et plus tard se réunissent au pancréas dorsal.

Siredon. — **Göppert** (91 i) avait déjà signalé chez cet animal la présence de trois ébauches pancréatiques, une dorsale, deux ventrales développées sur les côtés du cholédoque.

Woit (97 i) chez une larve de 5^{mm},4 (mesurés de la bouche à l'anus), trouve le foie contre la face antérieure de l'estomac. Les ébauches pancréatiques ventrales sont déjà fusionnées. Leur conduit excréteur et celui de l'ébauche pancréatique dorsale débouchent dans le duodénum, tout près de l'orifice de l'estomac.

Chez une larve de 15^{mm},2, stade le plus avancé qu'ait étudié l'auteur, il n'y a pas encore de fusion accomplie entre les ébauches pancréatiques dorsales et ventrales réunies en une masse commune.

Reptiles.

Lézard. — Les recherches d'**Hoffmann** (90 j) portent sur *Lacerta agilis.* La première ébauche hépatique est représentée par une double évagination de la paroi ventrale de l'intestin, au moment où cet intestin s'isole, par formation de gouttières, du reste du blastoderme. Des deux évaginations hépatiques, l'une est située à gauche et possède un développement moindre que celle du côté droit. Par leur extrémité distale, ces conduits hépatiques primitifs donnent des travées épithéliales pleines, ébauche du parenchyme hépatique. Le conduit hépatique primitif droit porte de bonne heure une évagination, ébauche de la future vésicule biliaire; chez les jeunes embryons, ces conduits hépatiques débouchent isolément l'un à côté de l'autre, à la partie antérieure de l'intestin moyen.

D'après le même auteur, la première ébauche du pancréas de *Lacerta* est un diverticule de l'intestin en face de celui du foie; ultérieurement, l'ébauche pancréatique se divise en deux portions, une dorsale et une ventrale; cette dernière entre en connexion avec les conduits biliaires, finalement les conduits excréteurs du foie et du pancréas débouchent par un canal commun au début de l'intestin moyen, immédiatement en arrière de l'estomac.

Hammar (93 j) chez *Lacerta agilis* et *muralis* trouve, au moyen de reconstructions plastiques, l'ébauche du foie et du pancréas au côté ventral et au côté dorsal du tube intestinal, au niveau de l'union de ce tube avec la gouttière intestinale. L'ébauche hépatique est une excroissance irrégulièrement plissée à sa surface. L'ébauche du pancréas est un petit bourrelet appartenant à la paroi dorsale du tube intestinal; l'intérieur de ce bourrelet est creux, c'est un simple diverticule de la paroi intestinale dorsale qui ne présente pas d'épaississement spécial à ce niveau. Plus

tard, l'ébauche hépatique s'allongeant se divise en deux portions; l'une est l'ébauche du tissu hépatique proprement dit, dont nous ne nous occuperons pas ici. Deux gros troncs veineux fournissent les ramifications vasculaires qui se perdent dans ce parenchyme, ce sont la veine omphalo-mésentérique droite et la veine ombilicale gauche. L'autre portion, ou partie proximale de l'ébauche hépatique, se transformera en conduit hépatique primitif, rudiment d'un conduit excréteur biliaire. Ce conduit hépatique très court porte à sa face ventrale deux diverticules en cul-de-sac situés l'un à côté de l'autre. Le bourgeon gauche est étroit et cylindrique, le droit est piriforme. **Hammar** considère ce dernier comme l'ébauche de la vésicule biliaire, mais il ne sait quelle qualification attribuer au plus petit de ces deux diverticules qui disparaîtra à des stades plus avancés. Pendant ce temps, le diverticule pancréatique s'est pédiculisé et n'est plus rattaché au tube digestif que par un étroit canal s'insérant au côté droit du tube digestif.

Janosik (95 j) trouve la première trace d'une ébauche pancréatique chez *Lacerta agilis*, sous forme d'une prolifération cellulaire de la paroi dorsale de l'intestin, puis à ce niveau se produit un diverticule qui se pédiculise d'avec le tube digestif.

Le foie, au même stade, se forme sur la paroi ventrale de l'intestin au niveau de l'ébauche pancréatique; l'épithélium intestinal, à ce niveau et sur une certaine longueur, est représenté par des amas de cellules, dans lesquels s'engagent sous forme de minces canaux, de petits diverticules de la cavité du tube digestif. Le conduit excréteur du foie et celui du pancréas se rapprochent l'un de l'autre, puis se soudent. De nouveaux apports sont faits à la partie déjà constituée de la glande pancréatique par deux proliférations distinctes; elles apparaissent toutes deux à l'extrémité proximale du canal pancréatique, au niveau de son abouchement dans le cholédoque. **Janosik** ajoute que, chez un embryon de *L. agilis* de treize jours après la ponte, il a trouvé une portion du pancréas annexée à la masse hépatique, sans aucune connexion avec le reste de l'ébauche pancréatique.

Brachet (96 j) décrit la première ébauche hépatique des

embryons de *Lacerta muralis* sous forme d'un amas cellulaire volumineux, formant la paroi ventrale du tube digestif, entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic. Ce rudiment d'ébauche hépatique est logé dans l'intervalle compris entre la terminaison des deux veines omphalo-mésentériques. L'ébauche pancréatique se présente, au même stade, comme un renflement de la paroi dorsale du tube digestif, renflement dans lequel pénètre, comme dans l'épaississement hépatique, une gouttière, prolongement de la cavité intestinale. Par bourgeonnement de la paroi ventrale de l'intestin, au niveau du point où cette gouttière s'est différenciée comme il a été dit plus haut, se forment des travées épithéliales, ébauche du parenchyme hépatique. La gouttière hépatique s'allonge par recul de l'ombilic intestinal, mais, tandis que ses deux tiers antérieurs fournissent des travées épithéliales, qui s'intriquent avec des ramifications vasculaires provenant du sinus veineux, son tiers postérieur à surface lisse, arrondie, est l'ébauche du futur appareil cystique. La portion antérieure de la gouttière hépatique répond donc plus particulièrement à l'ébauche proprement dite de la glande hépatique.

Les modifications ultérieures de cette ébauche sont les suivantes : la partie hépatique proprement dite s'isole partiellement par constriction du tube digestif, tandis qu'une zone intermédiaire à surface lisse la sépare de la portion caudale de l'ébauche hépatique, où se forment aussi des travées épithéliales, et, tout à fait à la partie postérieure, un renflement arrondi, la future vésicule biliaire. Un sillon assez profond pénètre aussi entre les deux bourgeons de l'ébauche hépatique ; finalement, on a deux conduits primitifs, l'un cranial ou hépato-entérique, l'autre, caudal, réunit aussi le tissu hépatique constitué par le bourgeon postérieur à l'intestin, mais en passant par l'ébauche cystique : c'est le conduit hépato-cystique.

L'ébauche pancréatique dorsale, primitivement gouttière de la région dorsale de l'intestin, se pédiculise, devient un diverticule pancréatique et paraît reculer dans la direction caudale.

Ses parois s'épaississent, prolifèrent et donnent naissance à des acini glandulaires.

Primitivement médiane, l'ébauche du pancréas dorsal s'incline à droite et vient occuper une situation dorsale par rapport à la veine porte.

A des stades ultérieurs, un étranglement sépare la vésicule biliaire de l'intestin et donne ainsi naissance au canal cystique; la gouttière hépatique primitive se différencie aussi du tube digestif et forme le rudiment d'un canal cholédoque. C'est des faces latérales de ce canal cholédoque primitif que naîtront deux courts diverticules, les ébauches pancréatiques ventrales.

Les modifications qui se produisent dans les canaux excréteurs du foie sont les suivantes : le canal hépato-entérique se bifurque, de même la partie hépato-entérique du conduit caudal. La vésicule biliaire a pris plus d'importance, elle est reliée au cholédoque, où débouchent aussi les canaux hépato-entériques droit et gauche, par un canal cystique.

L'ébauche pancréatique ventrale gauche disparaît : elle se confondrait, d'après l'auteur, avec la paroi du canal hépato-entérique gauche. Le canal excréteur du pancréas dorsal débouche alors sur la face latérale droite de l'intestin duodénal, il enserre en partie, dans un coude qu'il forme, la veine omphalo-mésentérique droite devenue le tronc de la veine porte; finalement, il vient s'ouvrir à la base du cholédoque et se fusionne au canal excréteur de l'ébauche pancréatique ventrale, qui entoure l'extrémité proximale du conduit pancréatique dorsal.

Hammar (97 j) rapporte le développement du foie des Lézards au type général : une gouttière hépatique qui se transforme en un diverticule unique, dont l'extrémité distale forme le parenchyme glandulaire, la proximale le conduit biliaire et l'appareil cystique.

Völker (01 j) reconnaît aussi chez *Lacerta agilis* une gouttière hépatique, première ébauche du foie; cette gouttière est située en face de l'évagination intestinale qui forme le pancréas dorsal. Ultérieurement, le conduit excréteur du pancréas dorsal, né par pédiculisation de l'ébauche primitive, se déplace et vient déboucher dans les restes de la gouttière hépatique primitive qui donnent le cholédoque. Le foie possède à ce moment quatre canaux excréteurs, deux canaux hépato-entériques, l'un

droit, l'autre gauche; deux canaux hépato-cystiques débouchant dans la vésicule biliaire, qui communique avec le cholédoque par le canal cystique. L'auteur retrouve de chaque côté du cholédoque, au point où débouche dans ce conduit le canal cystique, les deux canalicules signalés par **Brachet** (96 j) et considérés par cet auteur comme étant des ébauches pancréatiques ventrales; mais pour **Völker** (01 j) ces deux diverticules se réunissent aux travées hépatiques, formant ainsi de véritables conduits excréteurs du foie : les canaux cholédocho-hépatiques.

Quant à la partie proximale du pancréas, que **Brachet** disait dériver des ébauches pancréatiques ventrales, elle provient d'après l'auteur de la prolifération de l'extrémité proximale du conduit pancréatique dorsal. Ainsi qu'on le voit, **Völker** est, sur plusieurs points de première importance, en contradiction avec **Brachet**.

La question a été reprise récemment par **Tecqmenne** (02 j) chez *Lacerta muralis*.

Cet auteur retrouve aux stades qu'il étudie une seule ébauche pancréatique ventrale, la droite; l'ébauche gauche s'est en effet tout à fait atrophiée. Le conduit pancréatique ventral débouche dans le cholédoque, où s'ouvrent trois canaux excréteurs pancréatiques, deux hépato-entériques et un cystique. Le conduit excréteur du pancréas dorsal se jette aussi dans le cholédoque, mais après un très long trajet. Dans sa partie proximale, il présente des modifications assez remarquables : ce sont des bosselures de sa paroi, à l'intérieur desquelles se forment des diverticules de la lumière du canal.

L'ébauche pancréatique ventrale s'est également allongée et vient s'accoler contre le conduit pancréatique dorsal en deux points, situés à une certaine distance de son orifice dans le cholédoque. Ultérieurement, une portion du cholédoque s'isolant, les deux conduits pancréatiques paraissent déboucher par un tronc commun dans le cholédoque. La masse glandulaire dérivée de l'ébauche pancréatique ventrale se fusionne à un autre amas glandulaire, né de la portion proximale du conduit pancréatique dorsal, et forme ainsi la portion proximale du pancréas de l'adulte.

D'après les travaux ci-dessus résumés, le foie de Lacerta se développe aux dépens d'une gouttière hépatique, modification de la paroi ventrale de l'intestin entre la partie postérieure du cœur et l'ombilic intestinal. Elle est en contact de chaque côté avec les veines omphalo-mésentériques. Toute la paroi de cette gouttière fournit des travées hépatiques, à l'exception de son extrémité caudale qui est destinée à former l'appareil cystique. Ultérieurement un sillon médian sépare deux bourgeons aux dépens de la gouttière, l'un cranial est relié au reste de la gouttière hépatique, futur cholédoque, par un petit canal primitivement unique, qui se divise plus tard en deux canaux hépato-entériques. Le bourgeon caudal porte aussi des travées hépatiques qui sont reliées à l'ébauche de la vésicule biliaire par des conduits hépato-cystiques; la vésicule biliaire elle-même débouche dans le cholédoque par le canal cystique. Il semble que les données de **Brachet** (96 j), *confirmées par* **Tecqmenne** (02 j), *doivent être acceptées en ce qui concerne le développement du pancréas chez Lacerta. Primitivement, sous forme d'une gouttière de la paroi dorsale de l'intestin, l'ébauche principale du pancréas se pédiculise et débouche dans le tube digestif par un canal excréteur, qui s'accroît de plus en plus en longueur. D'abord franchement dorsal, le pancréas dorsal se déplace, entre en rapport avec la face dorsale de la veine omphalo-mésentérique droite qui s'est transformée en veine porte. Son conduit excréteur passe sur la paroi latérale droite de l'intestin, de là dans le cholédoque lui-même. Sur ce cholédoque, à la base du canal cystique, se développent deux diverticules, les ébauches pancréatiques ventrales; la gauche s'atrophie et disparaît, la droite donne du tissu pancréatique qui se fusionne avec des éléments glandulaires, nés à l'extrémité proximale du canal pancréatique dorsal; finalement les deux canaux excréteurs du pancréas se fusionnent plus ou moins pour déboucher, par un conduit commun, à la partie postérieure du cholédoque*[1].

1. Depuis la rédaction de ce résumé un nouveau travail a paru sur la question. C'est celui de **Peter** (03 j). L'auteur a étudié des embryons de *Lacerta agilis*. D'après les recherches de cet auteur, le pancréas se forme chez ces embryons aux dépens de trois ébauches différentes : l'une distale naissant aux dépens de l'extrémité du diverticule pancréatique dorsal primitif, une proximale formée plus tardivement aux dépens du conduit pancréatique principal, et enfin une

Couleuvre. — **Rathke** (39 j) avait déjà entrevu certains détails du développement du pancréas et du foie de la Couleuvre, notamment le rapprochement des canaux excréteurs de ces deux glandes.

Saint-Remy (93 j) signale chez les embryons de *Tropidonotus natrix* trois ébauches pancréatiques; les deux ébauches ventrales se détachent du conduit hépatique, un peu après sa communication avec l'ébauche de la vésicule biliaire, et donnent déjà aux stades étudiés par l'auteur des acini glandulaires. Chez l'embryon le plus âgé examiné par **Saint-Remy**, les trois ébauches pancréatiques étaient fusionnées, mais avaient conservé leurs rapports principaux; le canal hépatique traversait une masse glandulaire dérivée de la fusion des ébauches ventrales, qui se déversait par des canalicules directement dans le conduit hépatique. Le conduit excréteur de la glande dérivée de l'ébauche dorsale débouchait encore isolément un peu après le conduit excréteur du foie.

Hammar (93 j) étudie un embryon de 5^{mm}. L'ébauche hépatique est réunie à l'intestin par un conduit unique sur lequel se marque une petite évagination : la future vésicule biliaire. Le pancréas est allongé et réuni par un pédicule creux au côté dorso-latéral droit du tube digestif, en face de l'abouchement du conduit hépatique. L'auteur insiste dans un autre travail sur l'origine du foie aux dépens d'un seul diverticule chez la Couleuvre.

Glas (00 j) décrit la première ébauche du foie chez *Tropidonotus* sous forme d'un diverticule creux de la face ventrale de l'intestin, à l'extrémité craniale duquel se fait une prolifération épithéliale, donnant naissance au parenchyme hépatique.

En face de ce diverticule, au côté dorsal de l'intestin, en est un autre, le diverticule *pancréatico-liénal*, qui donne naissance,

ventrale. Cette dernière est primitivement double. Le diverticule pancréatique ventral gauche apparait avant le droit, qui s'atrophie très rapidement.

Les canaux excréteurs du foie sont le conduit hépato-entérique et les conduits hépato-cystiques; par suite de phénomènes de constriction, ces derniers se jettent tous ou en partie dans le canal cystique.

L'auteur n'a trouvé aucune oblitération de conduits excréteurs hépatiques, ni de communication secondaire s'établissant entre le foie et des diverticules partis de l'intestin.

d'après l'auteur, par son extrémité craniale à du tissu pancréatique et à la rate, par son extrémité caudale, seulement au pancréas.

Les pancréas ventraux apparaissent comme des diverticules latéraux du conduit hépatique tout contre les travées épithéliales du foie. Plus tard, les pancréas ventraux débouchent par plusieurs canalicules isolés dans le conduit hépatique; ce dernier se jette dans l'intestin tout contre le conduit pancréatique dorsal, qui est venu se placer à côté de lui; finalement les ébauches pancréatiques ventrales se fusionnent à l'ébauche dorsale.

Laissant de côté la parenté entre l'ébauche pancréatique dorsale et l'ébauche de la rate, qu'il me paraît difficile d'admettre d'après ce que l'on sait du développement du tissu splénique chez les Vertébrés, l'évolution des ébauches pancréatiques et hépatique diffère peu chez Tropidonotus de ce qu'on a vu chez Lacerta. Comme chez ce Reptile, le conduit pancréatique dorsal de la Couleuvre présenterait un déplacement caractéristique qui l'amènerait à se jeter dans le tube digestif à côté du cholédoque, mais sans qu'il y ait fusion du conduit pancréatique principal avec un canal ventral ou accessoire. De plus, à tous les stades étudiés par les précédents auteurs, ces ébauches pancréatiques ventrales de Tropidonotus persistaient l'une et l'autre, se fusionnaient entre elles, puis à la masse glandulaire dorsale.

Anguis fragilis. — Les embryons de cet animal ont été étudiés par **Choronshitzky** (99 j). La première ébauche du foie y est représentée par un épaississement de la paroi ventrale de l'intestin, en avant de l'ombilic intestinal, en arrière de l'extrémité postérieure du *sinus venosus*. Dans cette masse compacte, se dessinent de petites lumières, sortes de diverticules de la cavité digestive; mais la présence de l'anastomose entre les deux veines omphalo-mésentériques, qui côtoient l'ébauche, lui donnera son aspect caractéristique : deux conduits hépatiques secondaires qui jettent autour de l'anastomose veineuse des travées épithéliales, rudiment du parenchyme hépatique.

La première ébauche de la vésicule biliaire se forme comme une évagination de la paroi ventrale intestinale un peu en avant

de l'origine des canaux hépatiques. Ultérieurement, par modification de cette région, le conduit hépatique situé du côté caudal débouchera dans la vésicule biliaire et sera ainsi transformé en un canal hépato-cystique. L'autre conduit, cranial, peut porter le nom de canal hépato-entérique. La réunion de ces deux canaux forme le cholédoque. Plus tard encore, le conduit hépato-cystique disparaîtra, et le canal excréteur du foie de l'adulte dérivera du canal hépato-entérique du cholédoque primitif.

Le pancréas d'*Anguis fragilis* possède, d'après le même auteur, trois ébauches. L'ébauche dorsale est une évagination allongée de la paroi dorsale de l'intestin, en face de l'ébauche hépatique. Cette formation se pédiculise, débouche dans l'intestin par un canal dont l'orifice, en se déplaçant sur la paroi droite de l'intestin, se rapproche de plus en plus de celui du cholédoque avec lequel il vient en partie se fusionner. Ce déplacement du conduit pancréatique dorsal paraît caractéristique du développement de cette région chez les embryons de Reptiles. **Choronshitzky** l'explique, comme jadis **Rathke** (39 j), par une atrophie de tout un territoire de l'intestin duodénal; ce phénomène serait dû à la torsion gastro-duodénale de l'intestin.

Les ébauches pancréatiques ventrales apparaissent un peu après la première formation de la vésicule biliaire; elles dérivent de la même zone intestinale que cette dernière. Elles sont toutes trois incorporées au cholédoque. L'ébauche pancréatique ventrale droite, s'accroissant de plus en plus, vient se fusionner avec l'ébauche dorsale, sans entourer du reste la veine mésentérique avec laquelle ces ébauches étaient en rapport de contact.

La fusion se fait au contraire au côté gauche de ce vaisseau; la portion proximale du conduit pancréatique dorsal, incorporée en partie à celle du cholédoque, se fusionne avec le conduit pancréatique ventral droit, au niveau de son abouchement dans le conduit excréteur biliaire. Dans la portion où elle se trouve en rapport avec les deux ébauches pancréatiques précitées, la veine mésentérique, branche principale de la veine porte, provient de la veine omphalo-mésentérique droite.

Le pancréas ventral gauche s'incline en arrière et en avant du cholédoque et se fusionne aux deux autres ébauches déjà

réunies. Ainsi est constitué tout autour du segment proximal du cholédoque un anneau de tissu pancréatique.

Les canaux excréteurs des deux ébauches pancréatiques ventrales se rapprochent l'un de l'autre et se fusionnent plus ou moins au niveau de leur abouchement dans le cholédoque. La glande pancréatique de l'adulte n'a plus ainsi qu'un seul débouché dans l'intestin, par l'intermédiaire du conduit excréteur biliaire.

Seps chalcides. — Gianelli (99 j) décrit à cet animal trois ébauches pancréatiques distinctes. L'ébauche dorsale apparaît la première sous forme d'une évagination creuse de la paroi droite de la gouttière intestinale encore largement ouverte au-dessus du vitellus.

L'ébauche pancréatique dorsale est à ce moment appliquée au côté gauche de la veine omphalo-mésentérique droite. Le foie se forme à ce moment aux dépens de deux évaginations creuses de l'intestin, l'une craniale, l'autre caudale. La première naît au côté ventral du tube intestinal, la seconde sur la paroi gauche de la gouttière digestive un peu en avant du niveau de l'ébauche pancréatique dorsale. Les deux diverticules se prolongent par un amas cellulaire plein. Le cranial n'est pas encore traversé par des vaisseaux. Il est situé entre les deux veines omphalo-mésentériques. Le second est accolé à la face ventrale de la veine omphalo-mésentérique gauche. Aux dépens de ces amas cellulaires pleins naissent les travées hépatiques.

A un stade un peu plus avancé, lorsque la fermeture de la gouttière digestive se produit, la vésicule biliaire naît au niveau de l'abouchement du conduit hépatique caudal dans l'intestin, sous forme d'une évagination ventrale de ce tube, revêtue d'un épithélium semblable à celui du voisinage. A l'extrémité craniale de cette vésicule se forme un diverticule, qui produit des travées hépatiques par son extrémité distale et se met ainsi en communication directe avec le parenchyme hépatique.

Ultérieurement, la région de l'intestin, où débouchent les conduits hépatiques et le canal pancréatique dorsal, s'isole, sous forme d'une ampoule, du reste du tube digestif. Au côté droit de cette ampoule apparaît un diverticule, l'ébauche pancréatique ventrale droite. L'ébauche de la vésicule biliaire est réunie

à cette ampoule par un petit canal, dans lequel débouche un conduit, dont nous avons vu plus haut l'origine et qui se rend au foie. L'ampoule intestinale fournit aussi l'ébauche pancréatique ventrale gauche. Les deux conduits hépato-entériques de l'adulte dérivent des deux conduits cranial et caudal des stades primitifs; ce dernier s'est joint au canal cystique. De plus les canalicules partis du tissu hépatique aboutissent au canal cystique près de l'extrémité de la vésicule. Ils dérivent de la transformation du diverticule primitif né de l'ébauche de cette vésicule.

A un stade un peu avancé de son développement, le diverticule pancréatique dorsal primitif présente un prolongement cranial et un caudal. Seul le dernier prend une assez grande importance, il se fusionne au côté gauche de la veine mésentérique (v. omphalo-mésentérique droite), avec les ébauches pancréatiques ventrales réunies. Finalement, par suite du déplacement de la terminaison du conduit pancréatique dorsal dans l'intestin, il se fusionne avec la partie proximale des conduits pancréatiques ventraux et forme ainsi un petit canal collecteur unique, qui se jette dans l'ampoule intestinale avec les canaux excréteurs biliaires. (Une partie des figures données par **Gianelli** a une orientation inverse de celle adoptée habituellement. Malgré cela les indications des rapports vis-à-vis du plan médian sont exactes.)

Gongyle. — **Orrù** (99 j), dont je n'ai pu me procurer le travail, a étudié au moyen de la méthode de reconstruction le développement du foie et du pancréas d'embryons de *Gongylus ocellatus*. La première ébauche du foie de cet animal est un amas cellulaire de la paroi ventrale de l'intestin, au niveau duquel le calibre de ce tube est augmenté; un véritable diverticule hépatique fait suite à ce stade. Les parois de cette évagination bourgeonnent en avant, puis du côté caudal.

Ce bourgeonnement a pour effet, du côté cranial, de donner naissance aux travées épithéliales hépatiques. D'abord compacts, les bourgeons caudaux se transforment aussi en travées hépatiques.

Le pancréas dérive de trois diverticules des parois intestinales. Le plus précoce est le dorsal; il apparaît en face de

l'ébauche hépatique. Les deux ébauches ventrales naissent des parois latérales droite et gauche du conduit cholédoque. L'ébauche pancréatique ventrale gauche ne s'atrophie pas, mais se fusionne à la droite pour donner une masse unique, située à droite de la ligne médiane, par suite des changements de position qui se produisent à ce niveau dans le tube digestif.

— Des embryons de *Vipère* ont été examinés par **Saint-Remy** (93 j). Ils étaient à un stade de développement assez avancé. Le pancréas était représenté par deux lobes ; l'un, situé sur le bord inférieur et antérieur du foie, était traversé par le canal hépatique et résultait manifestement de la fusion des deux ébauches.

En plus de ce lobe antérieur, il y en avait un postérieur correspondant à une ébauche dorsale et qui se jetait dans l'intestin par un conduit dilaté d'abord en une grosse ampoule.

Laguesse (02 j) a vérifié chez la Vipère l'existence de trois ébauches pancréatiques, une dorsale, deux ventrales.

Oiseaux.

Poulet. — Les premières données qu'on ait eues sur le développement du foie et du pancréas chez les Oiseaux, spécialement chez le Poulet, sont dues à **von Baer** (28 m), **Remak** (55 m) et **His** (68 m). Ces auteurs décrivaient comme première ébauche hépatique, deux diverticules de la partie ventrale du tube digestif, qui se distinguaient en conduit hépatique droit et conduit hépatique gauche, et contractaient avec le cœur des rapports de contiguïté intime ; des ramifications de ces conduits épithéliaux, unies à une ébauche vasculaire, naissait le foie du Poulet adulte. Les mêmes observateurs décrivaient une ébauche pancréatique qui se formait sur la paroi dorsale de la région duodénale, un peu en arrière de l'ébauche hépatique.

Götte (67 k), le premier, trace les grandes lignes de nos connaissances actuelles sur le développement du foie et des ébauches pancréatiques chez les Oiseaux.

Le foie se forme, d'après lui, aux dépens de deux bourgeons épithéliaux d'abord pleins, plus tard creux, situés en ce point de

la paroi intestinale ventrale où elle se réfléchit pour recouvrir le vitellus. Ces deux diverticules, ainsi formés au bord antérieur de l'ombilic intestinal, sont l'un droit ou caudal, l'autre gauche ou cranial. Les deux diverticules primitivement simples se ramifient en entourant l'union des deux veines vitellines ou *ductus venosus*; les travées épithéliales ainsi formées se mêlent à des ébauches vasculaires sanguines et s'anastomosent, unissant ainsi les arborisations des deux diverticules primitifs. Ces derniers, après que le foie est ainsi ébauché, deviennent les conduits excréteurs de la glande. Sur le conduit caudal se développe un diverticule, la future vésicule biliaire.

En outre d'une ébauche pancréatique, née au côté dorsal de l'intestin, **Götte** découvre chez un embryon de Poulet du sixième jour, un autre rudiment du pancréas ou ébauche accessoire; elle se détache de l'intestin au niveau de l'abouchement du cholédoque. L'auteur n'ignorait pas l'existence chez le Poulet adulte de trois canaux pancréatiques, mais il n'avait observé que deux ébauches du pancréas, une dorsale et une ventrale, aussi croyait-il qu'un nouveau diverticule pancréatique se formait ultérieurement. Il expliquait la situation très voisine qui existe dans le duodénum du Poulet adulte, entre l'abouchement des divers conduits du pancréas et du foie, par une inégalité d'accroissement des parois de cette région intestinale.

Avec **Schenk** (73 k) la question du développement du pancréas chez les Oiseaux semble faire un pas en arrière. Le pancréas du Poulet dériverait d'une transformation du feuillet embryonnaire moyen, entre les couches musculaires superficielles ou somatopleure et celles du conjonctif intestinal ou splanchnopleure. Le canal excréteur pancréatique dériverait d'une évagination latérale du tube digestif, contiguë au canal chodéloque et qui entrerait en contact avec l'ébauche pancréatique préformée et mésodermique.

Foster et **Balfour** (76 k), **Kölliker** (79 k), **Balfour** (81 k) ajoutent peu de chose à la description de **Götte** (67 k) concernant la première ébauche hépatique; ils confirment l'existence de deux diverticules hépatiques primitifs, nés de la paroi intestinale ventrale. Par leur portion distale, ils donnent des

ramifications qui s'anastomosent entre elles, tandis qu'elles contractent des rapports intimes avec des ébauches vasculaires sanguines; par leur portion proximale, ils forment les conduits excréteurs du foie, sur l'un desquels (le caudal), se forme une évagination, la future vésicule biliaire.

Ces auteurs n'apportent pas de nouvelles observations sur le développement du pancréas.

M. **Duval** (89 k), dans son atlas d'Embryologie du Poulet, figure en coupes sagittales et transversales la première apparition des voies biliaires chez un Poulet de 48 heures d'incubation. Aux dépens du feuillet entodermique intestinal, spécialement de sa portion qui passe de la paroi ventrale de l'intestin antérieur sur le vitellus, en arrière du sinus veineux du cœur, prennent naissance deux diverticules. L'un ventral, donne naissance, au cinquième jour de l'incubation, à un petit récessus, la vésicule biliaire. L'auteur ne voit apparaître l'ébauche pancréatique dorsale que chez un embryon de 96 heures. C'est une petite masse épithéliale formée de plusieurs canalicules, débouchant dans un plus volumineux qui se jette au côté dorsal de l'intestin. Les figures de M. **Duval** sont inversées. Cette ébauche principale du pancréas, qu'il appelle le pancréas gauche, est située en effet au côté postérieur et gauche de la veine omphalo-mésentérique, future veine porte. A ce stade de développement, les deux canaux hépatiques dérivés de la portion proximale des diverticules primitifs, débouchent isolément dans l'intestin duodénal (fig. 479 à 482, pl. XXXI, et fig. 475, pl. XXX). Chez un embryon de Poulet du commencement du septième jour, **Duval** voit apparaître une ébauche pancréatique droite, par opposition au pancréas gauche ou dorsal; cette ébauche droite correspond au pancréas ventral entrevu par **Götte** (67 k). Cette masse glandulaire accessoire est située contre la face droite et antérieure de la veine omphalo-mésentérique; elle débouche dans le tube digestif tout à fait contre le tronc commun qui réunit les deux canaux hépatiques (pl. XXXVII, fig. 596).

Comme on le voit d'après ce qui précède, M. **Duval** figure donc chez le Poulet la formation d'un conduit hépatique unique

(cholédoque) résultant de la fusion de l'extrémité proximale des diverticules hépatiques primitifs et débouchant à côté du canal excréteur du pancréas droit ou ventral.

Shore (91 k) considère la première ébauche hépatique du Poulet comme unique. Il la voit apparaître chez un embryon de 55 à 60 heures d'incubation, sous forme d'un diverticule en cæcum du feuillet intestinal en arrière du *ductus venosus*. C'est de ce tronc épithélial commun, que naissent les deux conduits hépatiques primitifs, signalés par les différents observateurs précédemment cités.

Les auteurs dont je viens d'analyser succinctement les travaux, ont créé pour ainsi dire les notions générales que nous possédons encore sur le développement du foie et du pancréas du Poulet.

Avec **Felix** (92 k) cette question semble entrer dans une nouvelle phase; au moyen de la méthode de reconstruction plastique, cet auteur est le premier qui ait cherché à préciser les rapports existant entre les ébauches hépatiques et pancréatiques. D'après **Felix**, c'est le diverticule hépatique cranial ou dorsal qui apparaît le premier chez le Poulet. Il se forme au point déjà reconnu par les précédents observateurs, avant la torsion de l'embryon. Il est situé au côté dorsal du *sinus venosus*. Le diverticule hépatique caudal ne se forme que plus tard, alors que l'embryon a déjà subi son incurvation caractéristique autour d'un axe antéro-postérieur.

De l'extrémité distale des diverticules hépatiques primitifs naissent des ramifications dont **Felix** étudie en détail les anastomoses, mais c'est un point que je laisse de côté ici, pour indiquer d'après lui les modifications de la portion proximale des diverticules hépatiques, les futurs canaux excréteurs du foie.

Au stade que l'auteur a reconstruit et reproduit dans la figure 21 de la planche XVIII de son travail, le conduit hépatique cranial débouche dans le tube digestif à l'extrémité postérieure d'une dilatation fusiforme de l'intestin, le futur estomac. La portion de tube digestif située entre l'estomac et ce conduit hépatique cranial, très courte à ce moment ou même n'existant que théoriquement va s'allonger considérablement. L'estomac va

paraître remonter, l'insertion des conduits hépatiques sur le duodénum se déplacer vers l'extrémité caudale et atteindre à peu près la situation relative qu'ils occupent par rapport à l'estomac chez l'adulte. Ils ne débouchent du reste pas à proprement parler à ce stade dans l'intestin lui-même, mais dans une dilatation de ce canal qui précède la formation de la vésicule biliaire. Le développement ultérieur des canaux hépatiques se caractérise de la façon suivante : le conduit caudal présente une augmentation de calibre considérable et une dilatation arrondie à son point d'insertion sur le duodénum, c'est là la première ébauche de la vésicule biliaire. A mesure que cette vésicule se développe, elle se sépare de l'intestin par un pédicule rétréci à parois assez épaisses et prend un aspect piriforme.

Déjà avant l'apparition de la vésicule biliaire, la partie distale du conduit hépatique caudal était entrée en régression; d'abord creuse et assez large, elle se rétrécit et sa lumière disparaît complètement; à ce moment, la vésicule biliaire n'est plus rattachée aux travées du parenchyme hépatique que par des cordons épithéliaux pleins. Ces cordons épithéliaux pleins s'insèrent pour la plupart sur le col de la vésicule biliaire, mais on peut aussi en trouver quelques-uns qui se fixent au fond de la vésicule. A ce stade, le conduit hépatique caudal a donc perdu son rôle de canal excréteur du foie, c'est le conduit cranial qui seul est préposé, temporairement du reste, à cette fonction. En effet la voie hépatique caudale va se rétablir : aux dépens des cordons pleins, signalés plus haut, se développent, entre la vésicule biliaire et le parenchyme hépatique, les canaux hépato-cystiques qui sont tellement fins qu'ils peuvent, ajoute Felix, passer complètement inaperçus sur des préparations microscopiques.

Ces canaux hépato-cystiques, restes du diverticule hépatique caudal, ne sont nullement comparables par leurs dimensions au canal hépato-entérique dérivé du diverticule hépatique cranial, mais, comme dans la formation du parenchyme hépatique, c'est le diverticule caudal qui donne naissance à la majeure partie des travées du foie, l'auteur fait remarquer

qu'on a là un nouvel exemple d'une glande qui perd son canal excréteur primitif, pour en acquérir un secondaire.

En ce qui concerne le pancréas, **Felix** trouve son ébauche dorsale, la plus précoce, sous forme d'une évagination sacciforme de l'intestin au niveau de l'insertion des conduits hépatiques. Les ébauches ventrales apparaissent un peu après la formation de la vésicule biliaire; ce sont des évaginations du conduit hépatique cranial au niveau de son insertion sur le tube digestif. Ultérieurement, par suite de la torsion du duodénum et de l'insertion sur le côté gauche de ce duodénum (lire côté droit, les figures de **Felix** sont inversées) des canaux hépatiques, les deux ébauches pancréatiques ventrales deviennent respectivement droite et gauche. A un stade un peu plus avancé, les canaux pancréatiques ventraux se sont isolés du conduit hépato-entérique et débouchent isolément dans le duodénum. Ils sont tous deux très courts et entièrement contenus dans la paroi intestinale; cet état persiste un certain temps et ce n'est que plus tard, que les conduits pancréatiques s'allongent et acquièrent la disposition qu'ils offrent chez l'adulte.

Les reconstructions de **Hammar** (94 k) confirment chez le Poulet un certain nombre de points indiqués par **Felix**. L'ébauche hépatique se forme aux dépens du bord antérieur de la gouttière intestinale, en arrière du sinus veineux qui réunit les deux veines omphalo-mésentériques. Deux bourgeons hépatiques apparaissent successivement, le plus précoce est le cranial; du conduit caudal naît par évagination de sa paroi la vésicule biliaire. L'ensemble des descriptions que **Hammar** donne du développement du foie est assez conforme à celle de **Felix**. Le pancréas dorsal apparaît sur ses moules comme une gouttière de l'intestin, située au côté dorsal en face de l'ébauche hépatique. Cette gouttière s'isole par une constriction cranio-caudale et se transforme en un diverticule réuni au tube digestif par une portion rétrécie, ébauche d'un canal excréteur. Bientôt après le pancréas dorsal s'incline à droite de la ligne médiane. Cette ébauche glandulaire et celle du foie débouchent par leurs conduits efférents dans une dilatation du futur intestin duodénal;

cette ampoule s'isole plus ou moins du tube digestif et constitue, au stade le plus avancé étudié par l'auteur, un véritable conduit collecteur hépato-pancréatique. De la paroi droite de cette région, entre l'abouchement des deux conduits hépatiques, naît un petit diverticule qui se dirige vers le pancréas, mais que **Hammar** n'a pu suivre et qu'il n'homologue pas à une ébauche pancréatique ventrale. Contrairement à **Felix**, il n'a pas observé chez des embryons de la première semaine cette particularité si curieuse signalée par l'auteur précédent : l'oblitération temporaire des canaux hépato-cystiques; **Hammar** considère ces conduits comme des restes du diverticule hépatique caudal.

Saint-Remy (93 k) trouve la première ébauche des pancréas ventraux du Poulet sous forme d'épaississements latéraux des parois du diverticule hépatique cranial ; il observe de même que **Felix** (92 k) et **Hammar** (93 k), la torsion du duodénum et le passage au côté droit de l'intestin des ébauches pancréatiques ventrales et de l'insertion des conduits excréteurs du foie (l'auteur dit au côté gauche mais ses figures sont inversées). Chez un embryon de Poulet de 97 heures, le conduit excréteur du pancréas dorsal débouche au même niveau que les conduits hépatiques. Les relations définitives des canaux pancréatiques et hépatiques, telles qu'elles se retrouvent chez l'adulte, s'établissent à peu près chez un embryon de 9 jours; les deux canaux hépato-entérique et hépato-cystique débouchent ensemble et séparent l'orifice du canal pancréatique dorsal de celui où se réunissent les deux canaux pancréatiques ventraux. D'après la figure 13 de la planche qui illustre le travail de **Saint-Remy**, les deux canaux hépatiques s'ouvrent dans la papille duodénale, commune aussi aux canaux pancréatiques, l'un à côté de l'autre, mais sans se fusionner. L'orientation des figures de cet auteur étant rectifiée, on voit que, au stade de 97 heures d'incubation, les ébauches pancréatiques dorsale et ventrale droite sont en rapport assez intime avec la veine omphalo-mésentérique (droite), future veine porte.

D'après **Janosik** (95 k), l'ébauche principale du pancréas chez le Poulet prend naissance aux dépens d'une prolifération dorsale de l'épithélium intestinal. Des deux ébauches pancréatiques ven-

trales, l'une serait toujours en rapport avec le cholédoque (un des canaux hépatiques probablement), l'autre dériverait tantôt de ce canal, tantôt de l'épithélium intestinal.

Dans un nouveau travail où il étudie le développement du foie, **Hammar** (97 k) insiste encore sur l'origine des deux conduits hépatiques aux dépens d'une gouttière hépatique commune, mais il n'ajoute rien de nouveau concernant l'évolution de ces conduits, ou les rapports primitifs de l'ébauche du foie.

Les observations de **Woit** (97 k) sur le Poulet lui montrent les ébauches ventrales du pancréas, sous forme de diverticules peu allongés du conduit hépatique cranial.

Le pancréas dorsal est situé un peu en arrière, directement en contact avec la paroi de la veine omphalo-mésentérique droite.

Brouha (98 k) précise la position de la gouttière hépatique d'où naîtront ultérieurement les diverticules hépatiques. Elle est située immédiatement en arrière de l'union des deux veines omphalo-mésentériques dans le sinus veineux, au point où la paroi ventrale de l'intestin céphalique se reploie pour former le bord antérieur de l'ombilic vitellin (embryon de 57 heures d'incubation). A un stade un peu plus avancé, la gouttière hépatique s'isole plus ou moins par constriction du reste de la paroi ombilico-intestinale ; ce qui fait que cette région de la future ébauche du foie vient en réalité se placer sur le pourtour antérieur de l'ombilic primitif.

Le reste de la description de **Brouha** est assez semblable à celle de **Felix** et de **Hammar** en ce qui concerne l'origine du foie; les modifications de la gouttière hépatique sont dues à plusieurs facteurs ; d'une part, un étranglement qui s'est produit au niveau de la continuité de la gouttière avec le duodénum primitif, d'autre part, la continuité de la fusion des veines omphalo-mésentériques qui produit un allongement cranio-caudal du sinus veineux. La gouttière hépatique, qui par son isolement dorsal d'avec l'intestin, avait donné une véritable cavité cholédoque, est ainsi décomposée en deux diverticules. l'un dorsal par rapport au sinus veineux, l'autre ventral. En plus de ces deux conduits, il apparaît au niveau du pourtour droit de la région postérieure de la gouttière, un bourgeon hépatique posté-

rieur et droit. C'est au dépens de cette même région que va se former la vésicule biliaire. C'est une légère dilatation qui apparaît au niveau de l'insertion du conduit hépatique ventral ou caudal sur la gouttière hépatique.

Dans la suite du développement, **Brouha** nomme canal cholédoque les derniers restes de la gouttière hépatique. Par comparaison avec ce qu'on a vu chez les autres animaux, cette appellation purement comparative est entièrement justifiée chez l'embryon. Par une subdivision plus complète de ce cholédoque, les diverticules hépatiques primitifs se sont allongés d'autant et ont pris des caractères différents.

Tous deux, par ramification de leur extrémité distale, ont donné naissance à des travées épithéliales pleines, unies à des ébauches vasculaires venues du sinus veineux et qui forment l'ébauche du parenchyme hépatique. Sur le conduit hépatique caudal se trouve la dilatation du rudiment de la vésicule biliaire. Le conduit cranial ou dorsal est donc purement hépato-entérique; le ventral ou caudal est divisé en deux par l'ébauche cystique; une portion qui se perd par son extrémité distale dans la masse hépatique est le canal hépato-cystique, l'autre qui débouche dans l'intestin est le canal cystique.

Le pancréas dorsal, déjà formé à cette époque, est un diverticule de la cavité intestinale, branché sur le duodénum du côté opposé à celui où s'ouvre au même niveau le cholédoque.

Les ébauches pancréatiques ventrales sont deux petits tubes épithéliaux terminés en cul-de-sac, qui s'abouchent sur les faces latérales du canal cholédoque.

Le bourgeon pancréatique droit, de même que le pancréas dorsal, est en rapport de voisinage avec la veine omphalo-mésentérique droite.

Par suite de changements dans l'orientation de l'intestin duodénal, les canaux hépatiques et ces diverticules pancréatiques ventraux, qui débouchent dans le très court cholédoque, en se disposant comme aux quatre coins d'un losange, occupent désormais les positions suivantes : le conduit cystique primitivement ventral est situé à droite du canal hépato-entérique-

tandis que le pancréas ventral droit est postérieur par rapport au pancréas ventral gauche.

L'ébauche de la vésicule biliaire s'est en partie isolée de la voie hépato-entérique caudale, par un processus sur lequel **Brouha** ne dit rien. A ce moment le conduit primitif se jette d'une part dans la vésicule et d'autre part se continue dans le foie par le canal hépato-cystique. L'embouchure du canal pancréatique dorsal s'est aussi rapprochée de celle du cholédoque.

Au dernier stade étudié par **Brouha** (embryon de 154 heures), le duodénum a continué à s'allonger tout en changeant de direction, si bien que maintenant et toujours par rapport au plan de l'embryon, les canaux pancréatiques ventraux sont devenus de nouveau droit et gauche, mais après rotation de 180 degrés des ébauches correspondantes; par le même processus, le canal du pancréas ventral gauche débouche à droite dans l'intestin, celui du pancréas ventral droit, à gauche. Les deux conduits hépatiques se sont accrus de toute la longueur du cholédoque qui s'est divisé en deux, et à ce stade qui est entièrement comparable à la disposition adulte, ils débouchent isolément dans le duodénum, à côté des orifices des conduits pancréatiques ventraux; le canal du pancréas dorsal, soudé à ce stade aux pancréas ventraux, aboutit tout près des précédents conduits, au bord antérieur de la face latérale gauche du duodénum primitif. Se ralliant à l'opinion de **Felix** (92 k), **Brouha** admet l'oblitération passagère, de la portion hépato-cystique du conduit hépatique caudal, mais il n'appuie cette assertion que sur l'examen d'un seul embryon (entre 100 et 124 heures d'incubation). Je rappelle que **Hammar** (93 k) a vainement cherché la trace de ce processus chez des embryons de Poulet de la première semaine. N'y aurait-il pas dans l'observation isolée de **Brouha** (98 k) une simple variation peu fréquente, peut-être même tératologique, ou bien l'emploi de coupes trop épaisses et de grossissements insuffisants ne lui a-t-il pas permis de déceler une fine lumière, ainsi que se présente souvent la cavité des deux canaux pancréatiques et biliaires chez les jeunes embryons d'Oiseaux.

Le travail de **Choronshitzky** (99 k) concerne surtout les premiers stades du développement du foie et du pancréas. Il n'ap-

porte rien de très nouveau en ce qui touche la première origine du foie de l'embryon de Poulet; je tiens seulement à faire remarquer à ce point de vue, que sur la reconstruction graphique qu'il donne figure 37, les deux conduits hépatiques primitifs ont même développement et sont deux bourgeons creux apparus simultanément, sur une dévallation unique du bord primitif de l'ombilic intestino-vitellin. Pour **Brouha** (98 k), c'est le diverticule hépatique cranial qui possède l'apparition la plus précoce chez le Poulet.

Les deux diverticules hépatiques s'accroissent soit activement, soit par transformation de la cavité intestinale, et, au stade où apparaît l'ébauche pancréatique dorsale, l'un d'eux, le caudal porte une petite évagination à sa face ventrale, la future vésicule biliaire. A l'extrémité distale des deux diverticules primitifs, se forme le parenchyme hépatique aux dépens d'une intrication de travées épithéliales et de vaisseaux sanguins nés du sinus veineux.

Les deux futurs conduits excréteurs du foie débouchent d'autre part dans l'intestin duodénal, au niveau d'une dilatation de ce tube, où l'on peut reconnaître la trace de la gouttière hépatique primitive. C'est au côté dorsal de cette dilatation que se branche aussi sur l'intestin le pancréas dorsal. Au même niveau également apparaissent sur les parois intestinales deux petits diverticules, les ébauches pancréatiques ventrales qui sont respectivement droite et gauche.

L'auteur précise la place qu'occupent ces premiers bourgeons pancréatiques ventraux (reconstructions graphiques de la figure 59), ils se trouvent situés dans un plan vertical, orienté transversalement, qui passerait par le conduit hépatique cranial et un peu au-dessus de l'origine du conduit hépatique caudal; en réalité, ces deux ébauches pancréatiques accessoires sont donc situées près de la base d'implantation sur l'intestin des deux conduits hépatiques primitifs. Lorsque la première apparition du bourgeon pancréatique ventral droit se produit, cette ébauche est en contact direct avec la veine omphalo-mésentérique droite (fig. 57).

L'évagination de la vésicule biliaire s'est accrue dans l'in-

tervalle, elle figure à ce stade une dilatation ampullaire à la base et au côté ventral du conduit hépatique caudal. Au stade V de **Choronshitzky**, les deux canaux hépatiques primitifs se sont rétrécis tout en continuant à s'allonger, ils débouchent l'un et l'autre dans un canal commun très court, le canal cholédoque, l'un, le cranial, directement, l'autre, le caudal, indirectement et par l'intermédiaire de la vésicule biliaire. Il est possible de distinguer à ce moment dans ce dernier canal trois portions : une partie hépato-cystique qui relie le parenchyme hépatique à la vésicule biliaire, la vésicule biliaire elle-même, et une portion rétrécie qui fait communiquer cette dernière avec le cholédoque et que l'auteur nomme canal cystique. Malgré leur proximité de l'abouchement des canaux hépatiques primitifs, ces conduits excréteurs des ébauches pancréatiques ventrales n'ont pas été incorporés au cholédoque; ils débouchent tout près de ce canal, mais dans l'intestin lui-même. Dans la suite du développement, le cholédoque déjà très court et qui n'était en réalité qu'un reste de la gouttière hépatique, se divisera en deux et disparaîtra. Le processus qui préside à la disparition de ce canal est la progression vers l'intestin d'une sorte d'éperon, qui séparait aux stades précédents, l'abouchement des deux conduits hépatiques dans le cholédoque.

Ces conduits hépatiques s'accroissent donc du côté proximal, d'abord de la longueur du cholédoque; mais cet allongement continuant à se faire par le même processus, ils englobent une portion de paroi intestinale, et ainsi il se fait que, chez des embryons à un état de développement plus avancé, le canal excréteur du pancréas ventral gauche débouche dans le canal hépato-entérique, le canal pancréatique ventral droit dans le canal cystique. Les orifices des deux canaux hépatiques dans l'intestin sont isolés désormais comme chez l'adulte.

Le canal excréteur du pancréas dorsal se rapproche de l'abouchement des autres canaux hépatiques et pancréatiques; les trois ébauches du pancréas se fusionnent entre elles au côté gauche de la veine porte.

Le canal hépato-cystique s'est rétréci de plus en plus, et se sépare complètement de la vésicule biliaire; le seul conduit

excréteur du foie est donc à ce stade le canal hépatique, primitivement conduit hépatique cranial ou canal hépato-entérique. L'auteur admet que le canal hépato-cystique peut persister dans certains cas, débouchant ainsi directement dans la vésicule biliaire; mais il considère le fait comme peu fréquent sinon même comme anormal.

Suivant ces vues de **Choronshitzky**, on peut se demander quel rôle joue la vésicule biliaire chez le Poulet, par quel mécanisme elle se remplit de bile, puisque son canal excréteur, le canal cystique, débouche isolément dans le duodénum sans connexion avec le canal hépatique et que d'autre part, le système des canaux hépato-cystiques disparaîtrait complètement à l'état normal.

Tout récemment a paru une très intéressante étude de **Hildebrandt** (02 k) sur la première apparition de l'ébauche hépatique chez les Oiseaux.

Dans ce travail, l'auteur fait porter ses observations sur un certain nombre d'Oiseaux, notamment le Poulet et le Canard, comme les dispositions présentées par les embryons de ces deux animaux sont identiques, je les résumerai ici, sans y revenir plus tard à propos du Canard.

L'auteur a trouvé des variations nombreuses dans les rapports primitifs de l'ébauche hépatique. Il les a classées en deux types principaux de développement. Les embryons appartenant au premier de ces types possèdent une gouttière hépatique qui se caractérise par l'indépendance entre la partie caudale de cette ébauche (point d'où partira le diverticule ventral) et l'entoderme intestinal réfléchi sur le vitellus. Dans ce cas, le rudiment du foie s'est développé à un moment où un processus de fermeture de la gouttière digestive s'était déjà produit à ce niveau.

Le second de ces types n'est pas représenté chez le Poulet, l'auteur ne le signale que chez *Melopsittacus undulatus*. On verra plus loin que chez cet Oiseau, l'ébauche hépatique apparaît avant que la gouttière digestive ne soit transformée en tube intestinal, au niveau de l'origine du foie.

Entre ces deux types extrêmes, il en est d'autres intermédiaires représentés chez le Poulet. Ils se caractérisent par une

extension plus ou moins marquée de la région caudale de l'ébauche hépatique sur l'entoderme vitellin.

Le diverticule hépatique dorsal ou cranial, qui naît de l'extrémité dorsale de la gouttière hépatique, mal délimitée du reste de la région vitello-intestinale, est un conduit creux parallèle à la direction de l'intestin céphalique.

La forme du diverticule caudal varie suivant le type de développement de l'ébauche hépatique. Lorsque l'extrémité ventrale de cette ébauche se continue sur l'entoderme vitellin, on retrouve des traces de parité dans le diverticule hépatique, qui prend naissance en ce point. Il portera deux bourgeons, quelquefois trois, dirigés dans le sens cranial et latéral.

Il est impossible de dire, d'après **Hildebrandt**, quel est de ces deux diverticules celui qui apparaît toujours le premier, en raison des grandes variations de dimensions entre ces deux parties de l'ébauche hépatique.

Si l'on résume les travaux de ces différents auteurs en ce qui concerne l'origine du foie et du pancréas chez les embryons de Poulet, il est facile de remarquer que, dans l'ensemble, ils se confirment et se complètent les uns les autres. C'est au bord antérieur de l'ombilic intestinal que se développe l'ébauche hépatique. Elle contracte avec l'entoderme étalé sur le vitellus des rapports variables établis par **Hildebrandt** (02 k). *Ce qui la caractérise au point de vue de sa forme, c'est l'apparition de deux diverticules, les conduits hépatiques primitifs, qui prennent naissance aux dépens de la gouttière hépatique primitive. L'un de ces conduits est cranial et situé au côté dorsal du sinus veineux, l'autre caudal est à la face ventrale du même vaisseau; par leur extrémité distale, ces conduits donnent naissance au parenchyme hépatique; par leur autre extrémité, ils débouchent dans le futur duodénum au niveau d'une dilatation de ce canal. Cette dilatation, trace de la fermeture de la gouttière digestive autour du bord antérieur de l'ombilic intestinal, plus spécialement de la gouttière hépatique, n'est que passagère; elle a été décrite par les derniers auteurs qui se sont occupés de cette question, particulièrement au moyen de méthodes de reconstruction soit plastiques, soit graphiques. Certains l'ont considérée comme analogue à un cholédoque et lui ont donné*

ce nom; un autre observateur, **Felix** (92 k), *la figure sans la décrire et la croit particulièrement en rapport avec l'ébauche de la vésicule biliaire, mais tous ceux qui ont étudié des stades avancés sont d'accord sur l'absence d'un canal commun chez l'embryon âgé et l'adulte. Les divergences d'opinion sont donc moins profondes que semble le croire* **Piper** (02 a) *et le différend roule un peu sur une question de mots ou de définition.*

L'évolution des deux conduits hépatiques primitifs est dissemblable pour chacun d'eux. Le conduit hépatique cranial devient le conduit excréteur principal du foie du Poulet. Le conduit hépatique caudal, à la base ou dans la partie inférieure duquel se forme la vésicule biliaire, se segmente en trois portions, l'une en continuité avec le parenchyme hépatique, c'est le canal hépato-cystique, la vésicule biliaire dans laquelle se jette le canal précédent et qui débouche elle-même dans la troisième partie, le canal cystico-entérique ou cystique. Différentes opinions ont été émises sur l'évolution du canal hépato-cystique : pour **Felix** (92 k). **Brouha** (98 k), *il s'obturerait temporairement; pour* **Hammar** (93 k), *il resterait toujours perméable, enfin pour* **Choronshitzky** (99 k), *il disparaîtrait totalement.*

La première origine du pancréas dorsal du Poulet serait une évagination du tube intestinal du côté dorsal et au niveau de l'ébauche hépatique. Les ébauches ventrales dériveraient suivant les uns, à leur origine, de la paroi latérale des canaux excréteurs du foie, suivant d'autres, cette relation ne serait que secondaire ou même il y aurait indépendance primitive et permanente entre les premières ébauches pancréatiques ventrales, puis leurs canaux excréteurs et les conduits hépatiques. Dès son apparition le pancréas ventral droit est en rapport de contact avec la veine omphalo-mésentérique droite, qui forme à ce niveau le tronc de la veine porte. L'ébauche pancréatique dorsale vient aussi s'accoler contre la face postérieure de ce vaisseau, au côté gauche duquel elle se fusionne avec la masse glandulaire accessoire ou ventrale.

Par suite d'inégalité d'accroissement, ou même d'atrophie de certaines parties du duodénum de l'embryon, canaux pancréatiques et canaux hépatiques se rapprochent les uns des autres et occupent finalement la position qui est habituelle chez l'adulte.

Canard. — Ce n'est qu'accessoirement que quelques observateurs ont étudié des embryons de Canard en ce qui concerne le développement du foie et du pancréas.

Hammar (93 k) examine deux séries de coupes de jeunes embryons de cet Oiseau et déclare que les phénomènes s'y passent essentiellement comme chez le Poulet, pour le développement du foie.

Saint-Remy (93 k) arrive aux mêmes conclusions pour les ébauches pancréatiques, il ajoute pourtant que les embryons de Canard seraient peut-être un matériel d'étude plus favorable, par suite du développement plus lent et de la plus grande netteté des images données par les coupes.

J'ai résumé à propos du Poulet les conclusions identiques auxquelles **Hildebrandt** (02 k) est arrivé chez le Canard, sur la première apparition de l'ébauche hépatique.

Oiseaux divers. — **Hammar** (93 k) examine un embryon de Mouette d'espèce indéterminée où il observe un fait très curieux, c'est l'apparition d'un seul canal hépatique très court, aux dépens d'une gouttière hépatique fortement épaissie. Le même auteur après examen et reconstructions de coupes d'embryons de *Larus canus* et de *Sterna paradisiaca*, dont les dispositions sont entièrement comparables à celles des embryons de Poulet, conclut que les faits qu'il avait observés précédemment étaient de nature tératologique.

Chez ces mêmes embryons de Mouette, **Hammar** (97 k) signale les ébauches pancréatiques ventrales, sous forme de bourgeons appendus à la base et de chaque côté de l'insertion du conduit hépatique caudal sur le tube digestif.

Chez un embryon de *Larus canus* de $10^{mm},5$, le pancréas dorsal est soudé au pancréas ventral droit. Le conduit excréteur du premier débouche dans le duodénum près du canal hépato-entérique. Le canal pancréatique ventral est presque fusionné par son extrémité proximale avec la base du conduit hépato-cystique. Au côté gauche du conduit hépato-entérique, se branche sur l'intestin un petit canal qui se perd d'autre part dans le parenchyme hépatique; il paraît bien répondre, d'après l'auteur, au moins comme position, au bour-

geon pancréatique ventral gauche d'un embryon moins âgé.

Brouha (98 k) a étudié quelques séries de coupes d'embryons de Pigeon.

La première ébauche du foie chez cet Oiseau est une masse cellulaire pleine, due à la multiplication des cellules épithéliales de la paroi ventrale du tube digestif, au niveau de la gouttière hépatique. La fusion progressive des veines omphalo-mésentériques divisera cette masse en deux bourgeons, d'où dériveront ultérieurement deux conduits. D'après un arrangement cellulaire spécial de l'extrémité inférieure et ventrale de cette ébauche, l'auteur concluerait même à la présence d'un rudiment d'appareil cystique. Cette formation n'est sans doute que passagère, le Pigeon adulte n'a en effet pas de vésicule biliaire.

Les ébauches pancréatiques sont, de même que celle du foie, plus précoces chez le Pigeon que chez le Poulet. Toutes trois sont des diverticules de la paroi intestinale, les deux ventraux sont en rapport avec les veines omphalo-mésentériques droite et gauche.

Woit (97 k) avait déjà fait chez le Pigeon des constatations semblables, bien que moins complètes; cet auteur signale aussi chez *Passer domesticus* trois ébauches pancréatiques.

Abraham (01 k) décrit chez *Melopsittacus undulatus* un processus de développement du foie tout à fait particulier. L'ébauche hépatique primitive des embryons de cet Oiseau est paire. Elle se présente sous forme de deux épaississements de la gouttière intestinale; après occlusion de cette gouttière, les deux bourgeons se fusionnent et donnent un diverticule hépatique impair et creux, incorporé au tube digestif. De ce cæcum médian naissent deux cordons pleins qui se creusent plus tard; l'un est caudal et ventral, l'autre cranial et dorsal, ce sont les futurs canaux hépatiques. Les ébauches pancréatiques de *Melopsittacus undulatus* apparaissent toutes à la même époque, elles ne présentent pas de ramification précoce, mais au début une seule lumière en cul-de-sac. Les ébauches pancréatiques ventrales pourraient faire défaut d'après **Abraham**.

Hildebrandt (02 k) vérifie chez le Pigeon, *Melopsittacus undulatus*, *Ephialtes scops*, *Calipsittacus Novæ-Hollandiæ* Gray, les

constatations qu'il avait faites chez le Poulet et le Canard à propos des types principaux de développement du foie. L'auteur n'a trouvé que chez *Melopsittacus* l'un des types extrêmes ou type C. Dans ce cas, l'ébauche hépatique comme l'avait vu Abraham, appartient en entier au feuillet entodermique étalé sur le vitellus.

Les autres types A et B signalés plus haut chez le Poulet se retrouvent chez tous les autres embryons d'Oiseaux étudiés par Hildebrandt.

Mammifères.

Lapin. — C'est l'étude des embryons de cet animal qui a fourni à Kölliker (79 l) les plus anciennes données exactes que nous possédions sur le développement du foie chez les Mammifères. Cet auteur trouve en avant du point d'insertion du conduit ombilico-vitellin sur le tube digestif, une gouttière de l'intestin, dont se détachent par bourgeonnement deux conduits. Ces conduits hépatiques primitifs dont l'un est caudal et droit, l'autre cranial et gauche, donnent tous les deux naissance par leur extrémité distale aux travées épithéliales du parenchyme hépatique. Du conduit hépatique caudal naît la vésicule biliaire. Enfin la gouttière intestinale qui a servi de souche à l'ébauche du foie, se sépare en partie par constriction du tube digestif, elle s'accroît en longueur, les deux canaux hépatiques y débouchent, c'est le cholédoque de l'adulte.

Le même auteur n'a trouvé chez le Lapin qu'une ébauche pancréatique, née aux dépens d'une évagination épaissie de la paroi dorsale de l'intestin. C'est de ce pancréas dorsal, que dériverait aussi le tissu pancréatique contigu au cholédoque, qui forme le second lobe de l'organe. Entre les deux masses glandulaires se trouve la veine porte qui dérive de la veine omphalo-mésentérique gauche, d'après Kölliker.

Pour expliquer la présence d'un canal accessoire pancréatique, l'auteur pense qu'à peine formé, le conduit pancréatique excréteur se divise en deux canaux débouchant isolément dans le duodénum.

His (81 l) trouve la première ébauche hépatique du Lapin en rapport intime avec la fermeture de la gouttière intestinale. Elle se présente alors sous forme d'une légère évagination de la paroi intestinale entre l'extrémité postérieure du cœur et l'ombilic intestinal. A l'extrémité de cette évagination, première ébauche du conduit hépatique, se trouvent deux proliférations épithéliales, ébauches compactes du foie. Ces deux bourgeons sont l'un antérieur par rapport à l'autre qui est situé au côté caudal de l'évagination primitive.

Pour **Balfour** (81 l), le foie du Lapin tirerait son origine de deux diverticules dont l'un serait plus précoce que l'autre. Un cholédoque unique réunit ces deux canaux primitifs dont l'un, le droit, fournit par évagination la vésicule biliaire, et tous deux des travées épithéliales par leur extrémité distale.

Hammar (93 l) applique le procédé de reconstruction de **Born** à plusieurs séries de coupes d'embryons de Lapin. Au point où le tube intestinal déjà formé dans la région antérieure se continue avec la gouttière intestinale, la paroi ventrale du tube digestif présente un reploiement en avant, c'est sur ce repli qu'apparaît un bourgeon épithélial, la première ébauche du foie. Cette ébauche hépatique n'est pourtant pas complètement compacte, mais à son intérieur, dans son milieu, la cavité digestive envoie un petit prolongement terminé en cul-de-sac à direction postéro-antérieure. A l'extrémité craniale de cette première ébauche hépatique se trouve le *sinus reuniens*. Au même stade la paroi dorsale de l'intestin présente un petit diverticule dirigé à droite, c'est la première ébauche du pancréas.

Ce stade de développement correspond à un embryon de dix jours. A une période un peu plus avancée, le bourgeon hépatique primitif a augmenté de longueur, il est réuni à la cavité digestive par un canal relativement court. A son extrémité distale, ce conduit porte l'ébauche hépatique épithéliale qui primitivement compacte, va se laisser pénétrer par des vaisseaux et donner naissance au parenchyme hépatique. La gouttière digestive étant fermée en tube, le canal hépatique débouche désormais dans l'intestin, en face de celui du pancréas qui est un rétrécissement du diverticule pancréatique, à sa portion proxi-

male. La première ébauche de la vésicule biliaire est un bourgeon plein de la paroi antérieure ou ventrale du conduit hépatique.

Aux derniers stades étudiés par **Hammar**, l'ébauche du conduit excréteur du foie s'est relativement peu allongée; à son point d'insertion sur l'intestin, elle présente un petit récessus que l'auteur pense être un pancréas accessoire, ou une ébauche pancréatique ventrale. L'extrémité supérieure du conduit hépatique porte, en outre des travées épithéliales hépatiques, un diverticule recourbé en crochet, la future vésicule biliaire; les travées épithéliales hépatiques l'environnent presque de toute part, quelques-unes même s'insèrent directement sur la paroi de la vésicule.

L'ébauche pancréatique dorsale est incurvée en fer à cheval à concavité antérieure, elle ne se jette plus au côté dorsal de l'intestin, mais son conduit excréteur débouche dans le tube digestif sur sa face droite. Ce conduit porte dans sa portion proximale un petit diverticule creux, dont la signification est inconnue à l'auteur.

Le développement du cholédoque et des canaux hépatiques du Lapin se fait, d'après **Minot** (94 l), aux dépens d'un diverticule unique et primitif, dont la partie distale se divise en deux canaux secondaires.

Joubin (95 l) étudie spécialement le développement du pancréas. La première ébauche qu'il en trouve est un diverticule creux de la paroi dorsale du tube digestif, en face d'une évagination de la paroi ventrale et en continuité avec une masse épithéliale pleine, l'ébauche du conduit et du parenchyme hépatiques.

Le conduit hépatique se renfle en ébauche de la vésicule biliaire; près de son extrémité distale et sur sa paroi latérale gauche, apparaît sous forme d'épaississement épithélial la seconde ébauche pancréatique. Elle forme un petit bourgeon qui s'isole à la face ventrale de l'intestin, c'est le pancréas ventral.

Sur des embryons plus âgés, le conduit hépatique primitif est divisé en deux par l'arrivée du canal cystique provenant de la vésicule : une portion distale qui est le canal hépatique proprement dit, un conduit proximal, le cholédoque qui se coude à angle droit avant de se jeter dans le duodénum. Au sommet de

cet angle débouche un canal pancréatique, le canal de Wirsung qui se rend à un organe glandulaire unique, le pancréas de l'adulte. Cette glande résulte de la fusion des deux ébauches signalées chez des embryons plus jeunes. Il s'en détache un autre canal, analogue au canal de Santorini de l'anatomie de l'Homme et qui dérive de l'ébauche pancréatique dorsale. Sur d'autres embryons de Lapin, le conduit de Wirsung qui provient de l'ébauche ventrale était plein ou même faisait complètement défaut. L'auteur ajoute que le canal excréteur de la glande pancréatique ventrale paraît s'atrophier presque aussitôt après son développement, peut-être même n'est-il jamais en totalité perméable.

Schultze (96 l) décrit chez l'embryon de Lapin du dixième jour un conduit hépatique primitif dirigé du côté gauche. Un peu plus tard, il en apparaît un second à droite. De ces conduits primitifs naissent les travées hépatiques pleines; au douzième jour, les deux canaux hépatiques primitifs se branchent sur un canal unique, formé aux dépens du tube digestif, le futur cholédoque. C'est sur ce cholédoque que s'abouche un diverticule rétréci au niveau de son insertion, l'ébauche de la vésicule biliaire et du canal cystique.

Brachet (97 l) s'adresse aux embryons de Lapin pour contrôler les observations faites jusqu'à ce moment chez cet animal en particulier, chez les Mammifères en général.

Immédiatement en arrière du sinus veineux, le tube digestif d'embryons de neuf jours et demi s'allonge dans le sens dorso-ventral, tandis qu'il se rétrécit dans le sens transversal. Le bord antérieur de ce tube ainsi aplati latéralement pénètre dans le conjonctif du *septum transversum*, s'engageant ainsi entre les deux veines omphalo-mésentériques; à la face ventrale de ces deux vaisseaux, le tube digestif offre une augmentation de dimensions dans le sens transversal. La cavité digestive qui subit les mêmes modifications que les parois, présente donc à ce niveau et à son extrémité ventrale deux diverticules latéraux. Cette disposition persiste depuis le *sinus reuniens* jusqu'à l'ombilic. Les cellules qui tapissent ce renflement ventral montrent une grande activité reproductrice et se multiplient surtout du côté

gauche. C'est cette gouttière à épithélium stratifié que l'auteur considère comme la première ébauche du foie. A des stades plus avancés, elle se dilate progressivement dans le sens transversal et à son extrémité craniale, tandis que, à sa partie postérieure, elle reste relativement mince tout en se prolongeant encore jusqu'à l'ombilic. La cavité de cette gouttière hépatique par suite de la prolifération des cellules de ses parois, se réduit notablement à son extrémité craniale; à son extrémité caudale, les parois ne prolifèrent pas, la cavité de la gouttière reste vaste; ainsi se distinguent l'ébauche hépatique proprement dite et l'ébauche cystique. Ces deux ébauches s'isolent de plus en plus l'une de l'autre, tandis qu'elles se péduculisent à leur partie dorsale, se séparant ainsi en partie de l'intestin. L'ébauche cystique à sa périphérie est complètement indépendante des travées hépatiques nées de l'ébauche proprement dite du foie. Une zone intermédiaire à l'ébauche cystique qui fournit la vésicule biliaire et le canal cystique, et à l'ébauche hépatique proprement dite, forme des travées hépatiques comme cette dernière; le pédicule creux reliant ces différentes parties à l'intestin est le futur cholédoque. Les cavités des ébauches hépatique et cystique sont fortement réduites à ce moment; celle de l'ébauche proprement dite a même presque complètement disparu. L'ébauche pancréatique dorsale, qui se montre à ce stade, est une gouttière de la paroi dorsale du tube digestif située en face des restes de la gouttière hépatique primitive. L'ébauche pancréatique ventrale se produit sous forme d'un épaississement semi-circulaire embrassant l'extrémité inférieure de l'ébauche du chodéloque et située, par conséquent, entre l'ébauche cystique et le tube intestinal. Cet épaississement qui se prolonge sur les parois latérales du cholédoque est la première ébauche du pancréas ventral.

Ultérieurement et tout en restant relativement large, le cholédoque s'allonge dans le sens dorso-ventral, se continuant à son extrémité distale avec les deux bourgeons hépatique et cystique. La lumière du premier a complètement disparu; on n'en voit plus de traces que près du cholédoque. La zone intermédiaire à l'ébauche hépatique et à celle de la vésicule biliaire, qui fait partie de la paroi du cholédoque, porte des travées épithé-

liales hépatiques. Le canal cystique, portion proximale de l'ébauche cystique s'est accru en longueur, mais est devenu étroit et en plusieurs points sa cavité a disparu.

L'ébauche pancréatique ventrale a acquis des dimensions plus considérables que précédemment, elle s'allonge entre l'ébauche cystique et le duodénum. Cette ébauche pleine fait une légère saillie sur les parties latérales du cholédoque; du côté droit elle est nettement isolée de l'ébauche du foie, mais à gauche, elle se continue insensiblement avec les travées hépatiques nées de la région intermédiaire signalée plus haut.

Le diverticule pancréatique dorsal ne communique plus à ce stade avec le futur duodénum, que par une portion rétrécie, ébauche du futur canal excréteur. L'embouchure de ce conduit dans le tube digestif se fait à ce moment assez loin en arrière de celle du cholédoque.

Chez les embryons de Lapin les plus avancés que **Brachet** ait examinés, le cholédoque très augmenté de longueur a un calibre sensiblement plus étroit qu'aux stades précédents; il perd sa lumière au niveau du tissu hépatique et du canal cystique; ce dernier est plein, tandis que la vésicule biliaire est creuse (embryon de douze jours et demi). Les travées hépatiques pleines du tissu hépatique, en continuité immédiate avec le cholédoque, commencent à se modifier. Leurs cellules se rangent radiairement en une seule couche, mais sans lumière au milieu de ce cordon plein.

Le pancréas ventral s'est creusé d'une lumière qui, ramifiée à sa partie distale, forme du côté proximal un large canal excréteur débouchant dans le cholédoque, au point où ce canal se jette dans le duodénum. Le canal excréteur du pancréas dorsal a encore reculé sur le duodénum et s'éloigne de nouveau du cholédoque.

Au dernier stade étudié par **Brachet**, dans le canal cholédoque débouchent plusieurs canaux hépatiques, développés par apparition d'une lumière médiane dans les travées épithéliales proximales du foie ; le canal cystique qui est de nouveau perméable, réunit au cholédoque la vésicule biliaire, qui n'a cessé de s'accroître. Le canal excréteur du pancréas ventral part encore

de l'extrémité proximale du conduit cholédoque. L'ébauche pancréatique ventrale s'est soudée à ce stade avec l'ébauche dorsale qui formait déjà un anneau continu de tissu glandulaire autour de la veine porte. La distance des embouchures des canaux pancréatique dorsal et cholédoque va toujours en s'augmentant. Par suite de la formation de courbures sur le duodénum, le cholédoque et le canal excréteur de l'ébauche pancréatique ventrale débouchent sur la convexité de la première courbure, le canal pancréatique dorsal dans la concavité de la seconde courbure.

Swaen (97 l) décrit chez le Lapin deux gouttières dans la région antérieure de l'intestin moyen et au même niveau ; l'une dorsale, ébauche du pancréas dorsal, l'autre ventrale à qui l'auteur attribue le nom d'hépato-pancréatique ; cette dernière correspond à la gouttière hépatique de **Brachet**, elle est environnée par les veines omphalo-mésentériques ; de l'extrémité antérieure de cette gouttière naîtront deux tubes, l'un cranial ébauche des travées hépatiques, l'autre caudal ou tube cystique répondant à la vésicule biliaire et à son canal. Sur les parois latérales de la même formation apparaîtra l'ébauche pancréatique accessoire.

Hammar (97 l) ajoute peu de chose en ce qui concerne le Lapin au travail si documenté de **Brachet** ; il retrouve comme le précédent auteur une gouttière hépatique dérivée du tube digestif, au niveau de sa continuation avec la gouttière intestinale. Le parenchyme hépatique se développe aux dépens de travées épithéliales pleines fournies par l'extrémité craniale de la gouttière; cette dernière s'isole de l'intestin par pédiculisation. A l'extrémité caudale des restes de la gouttière, transformée ainsi en conduit portant une ébauche hépatique compacte, et plus exactement au côté ventral de cette ébauche, se forme un diverticule creux qui se renfle, ébauche de la future vésicule biliaire et du canal cystique.

Hammar donne une reconstruction plastique se rapportant à un embryon de Lapin de dix jours, où l'on voit l'ébauche cystique se continuer avec le canal cholédoque, sans autre transition que la présence sur les parois de ce cholédoque de travées hépatiques pleines. Sur la même reconstruction, on voit les deux

ébauches pancréatiques du Lapin se fusionner; le canal pancréatique ventral débouche à l'extrémité proximale du cholédoque, le canal pancréatique dorsal de l'intestin un peu en dessous de l'embouchure du cholédoque.

Kollmann (98 l) se rallie à l'opinion des précédents auteurs et considère aussi la première ébauche du foie du Lapin comme unique.

Helly (01 l) reprend l'étude, chez le même animal, du développement des ébauches pancréatiques. D'accord avec **Brachet** sur la première origine du pancréas principal, aux dépens d'une gouttière dorsale de l'intestin, il en diffère en ce qui concerne l'ébauche accessoire; il voit deux ébauches pancréatiques ventrales chez l'embryon de Lapin de $3^{mm},8$. Ces deux ébauches sont des épaississements des parois latérales du futur cholédoque.

Aux stades ultérieurs, l'ébauche pancréatique dorsale s'éloigne de plus en plus du niveau du cholédoque, qu'elle atteignait presque chez le plus jeune embryon étudié par l'auteur, mais le déplacement de la gouttière pancréatique dorsale ne paraît pas, d'après les mesures prises par **Helly**, en rapport avec un accroissement de longueur de la portion du duodénum située en arrière de l'ébauche hépatique. Ce fait doit être plutôt dû à un phénomène de constriction qui se produit dans le sens antéro-postérieur, entre le tube digestif et le pancréas et qui transforme ainsi la gouttière précitée en un diverticule pancréatique dorsal. Cette ébauche s'incurve vers la droite, tandis qu'un sillon longitudinal la divise en deux parties, l'une plus considérable droite, l'autre plus petite gauche, dans laquelle l'auteur croit retrouver le petit bourgeon inférieur signalé par **Hammar** (97 l).

Les modifications qui se produisent à ce moment dans les ébauches ventrales, portent sur leur accroissement; tandis que l'ébauche pancréatique ventrale droite s'allonge de plus en plus, l'ébauche gauche, qui, comme la précédente, est un bourgeon plein des parois du cholédoque, s'accroît un peu, mais reste tout à fait indépendante de la précédente. L'ébauche pancréatique dorsale continuant à se pédiculiser d'avec l'intestin, contourne en arrière la veine porte, en formant à elle seule un

anneau périveineux, et paraît s'éloigner de plus en plus de l'embouchure du cholédoque. L'ébauche pancréatique ventrale droite est très développée chez un embryon de 5mm,4, tandis que la gauche a tout à fait disparu. Du canal excréteur de l'ébauche dorsale naîtra le canal de Santorini ou canal principal, qui débouche assez loin du cholédoque, tandis que du canal pancréatique ventral naîtra le conduit de Wirsung, qui se rend au cholédoque.

Les divergences, qui se sont élevées un certain temps entre les différents auteurs, concernant la première ébauche du foie et des pancréas chez le Lapin, paraissent avoir cessé depuis les travaux récents de **Brachet** (96 l) *et de* **Helly** (01 l). *C'est d'après ces deux observateurs que je vais résumer ici le développement de ces organes.*

L'ébauche primitive du foie est une région impaire de l'intestin, une gouttière ventrale de ce tube située entre la partie postérieure du sinus venosus *et le bord antérieur de l'ombilic intestinal, au milieu des deux veines omphalo-mésentériques. Aux dépens de cette gouttière, se différencient deux bourgeons secondaires (les deux ébauches des anciens auteurs), l'une craniale, qui fournit des travées hépatiques pleines qui s'unissent à des éléments vasculo-conjonctifs, l'autre caudale, qui donne naissance à la vésicule biliaire et au canal cystique. Le pédicule commun de ces deux ébauches, hépatique proprement dite et cystique, est le futur cholédoque. Le canal cystique qui réunit la vésicule biliaire à ce cholédoque s'obture un certain temps, puis redevient perméable; les canaux hépatiques se forment aux dépens de certaines travées épithéliales pleines de l'ébauche du foie. Les cellules de ces travées, en contact avec l'extrémité distale du cholédoque, prennent une disposition radiée, puis une lumière apparaît à leur centre; ces canalicules ainsi formés, fournissent les conduits excréteurs du foie ou canaux hépatiques. Le cholédoque débouche dans le duodénum au niveau de la convexité de sa première courbure.*

Le pancréas dorsal apparaît comme une gouttière dorsale de l'intestin, au même niveau que la gouttière ventrale, ébauche du foie. Par pédiculisation de cette gouttière, se forme un diverticule pancréatique, rattaché à l'intestin par une zone rétrécie, futur

canal excréteur; l'insertion de ce canal se déplace par rapport à celle du cholédoque, semble reculer sur le duodénum pour aboutir, aux stades avancés du développement, à la concavité de la seconde courbure de l'intestin duodénal, assez loin du cholédoque.

En plus de ce pancréas dorsal, le Lapin possède aux stades jeunes de son ontogénèse, deux ébauches pancréatiques ventrales, nées aux dépens des parois du cholédoque primitif ou de la paroi intestinale, qui lui est contiguë et lui sera incorporée; au moment où elles apparaissent, ces formations sont en rapport avec les veines omphalo-mésentériques droite et gauche. L'ébauche pancréatique ventrale gauche s'atrophie rapidement et disparaît. La droite s'accroît, se fusionne avec l'ébauche dorsale qui forme un anneau péri-veineux autour de la veine porte, portion de la veine omphalo-mésentérique droite, et son canal excréteur reste branché sur le cholédoque au point d'origine de ce pancréas accessoire, à l'extrémité duodénale du canal excréteur biliaire.

Homme. — C'est à **His** (801., 851) que revient l'honneur d'avoir donné les premières observations certaines concernant le développement du foie et du pancréas chez l'Homme. D'après cet auteur, l'intestin duodénal se caractérise par la présence du conduit excréteur du foie et du pancréas; il figure les ébauches de ces derniers organes de la façon suivante : l'ébauche hépatique sous forme d'une masse lobulée, portée par un pédicule creux qui débouche dans l'intestin; la première ébauche pancréatique, comme un petit bourgeon plein, né au côté dorsal de l'intestin immédiatement en arrière de l'estomac.

Le même auteur s'attache plus particulièrement à résoudre la question du développement du foie des Mammifères, dans un article déjà analysé au sujet du Lapin. Chez l'Homme, la première ébauche hépatique se forme aux dépens de l'intestin, en arrière du cœur, en avant de l'ombilic intestinal. **His** lui distingue deux parties, une portion distale, tubulée et creuse, futur canal excréteur hépatique, et une masse pleine ramifiée à l'extrémité distale, qui contracte des rapports intimes avec le sinus veineux et qui représente l'ébauche compacte proprement dite du foie.

Janosik (871) trouve aussi l'ébauche hépatique chez deux

jeunes embryons humains, sous forme d'un diverticule ventral de l'intestin moyen. A l'extrémité de ce diverticule se fait une prolifération cellulaire abondante, qui est le premier rudiment du parenchyme épithélial hépatique.

Phisalix (88 l) observe, en outre d'une ébauche pancréatique principale, une ébauche accessoire; la première naît de la paroi latérale du duodénum à peu de distance au-dessus du cholédoque; c'est un diverticule terminé en cæcum sur les parois distales duquel se développent des bourgeons pleins.

L'ébauche accessoire est représentée par un canal, qui se jette dans le cholédoque et qui porte, comme dans l'ébauche précédente, des lobules glandulaires.

Les deux ébauches, la principale et l'accessoire, sont séparées à ce stade par la veine porte qui se jette dans le sinus veineux du foie.

Zimmermann (89 l) signale aussi, sur une reconstruction plastique d'embryon humain, une petite ébauche pancréatique en plus d'un pancréas principal situé du côté gauche.

Felix (92 l) pense que si, chez l'embryon humain, il se développe deux conduits hépatiques primitifs, l'un, situé du côté droit, doit être très fugace. L'examen de reconstructions plastiques d'embryon humain lui montre la première ébauche hépatique sous forme d'un diverticule en cæcum à direction postéro-antérieure. Cette formation s'insère sur le tube digestif un peu en avant de l'ombilic intestinal : ce serait un diverticule analogue au diverticule cranial des Oiseaux. Sur les parois latérales du canal omphalo-entérique, l'auteur trouve une petite gouttière qu'il suppose devoir être assimilable à un second conduit hépatique.

Chez un autre embryon, l'ébauche hépatique s'est transformée dans une certaine mesure : **Felix** ne trouve plus de trace des deux diverticules hépatiques du stade précédent. L'ébauche hépatique est reliée au futur duodénum, par un *pédicule hépatique* branché à angle droit sur le tube digestif. L'auteur ne pense pas que ce pédicule perpendiculaire à l'intestin, et ayant par conséquent une direction dorso-ventrale, dérive du conduit qu'il qualifiait de cranial au stade précédent et qui

était dirigé longitudinalement d'avant en arrière. Le pédicule hépatique, futur cholédoque, se continue vers le parenchyme de la glande par trois canalicules. Deux latéraux vont aux travées hépatiques, un médian se rend à un petit amas cellulaire, entouré plus ou moins de travées épithéliales du foie avec lesquelles il est en continuité. Cette *masse intermédiaire*, creusée d'une mince cavité, dériverait, suivant **Felix**, d'un conduit hépatique caudal. Elle donnera plus tard la vésicule biliaire. Le canal commun au pédicule hépatique qui constitue le futur cholédoque, pas plus que les canaux hépatiques, ne contribuerait d'après l'auteur à la constitution de l'appareil cystique. Chez un embryon plus âgé, à la place de cette masse intermédiaire et de son conduit excréteur, **Felix** trouve à la limite entre le lobe droit et le lobe moyen du foie, un conduit très large qui s'avance jusqu'au bord inférieur et ventral du foie. Par sa position, ce conduit ne peut être que le canal cystique sur lequel la vésicule biliaire ne s'est pas développée; ce conduit, environ trois fois plus large que les conduits hépatiques, se continue à son extrémité par des travées hépatiques, qui sont vraisemblablement les mêmes que celles qui étaient en contact avec la masse intermédiaire précitée.

Hamburger (921), également au moyen des reconstructions plastiques, trouve chez un embryon humain de quatre semaines une petite ébauche pancréatique conique, débouchant par un canal excréteur exigu dans le tube digestif à côté de l'extrémité proximale du cholédoque. Un peu plus près de l'estomac, se jette dans le duodénum le canal excréteur d'une glande pancréatique plus considérable, qui possède déjà, dans leurs grandes lignes, les rapports principaux du pancréas de l'adulte. Ultérieurement, chez un embryon de cinq à six semaines, le canal excréteur du pancréas accessoire débouche dans le cholédoque et l'extrémité distale de cette ébauche pancréatique se fusionne avec l'ébauche principale. La papille, au niveau de laquelle le canal excréteur de l'ébauche principale débouche dans le duodénum, subit une atrophie relative par rapport à celle de Vater, où se jettent le cholédoque et le canal de l'ébauche accessoire.

Endres (921) pense (d'une façon toute théorique du reste) que

la première ébauche du pancréas des Vertébrés, de l'Homme en particulier, est unique et que c'est sous l'influence mécanique et physiologique du système veineux qu'elle est décomposée en deux ou trois ébauches, qui se soudent de nouveau ensuite pour donner chez l'adulte une glande pancréatique unique.

Hammar (93 l) reconstruit un des embryons de His. Sur le moule obtenu, le tube intestinal présente à sa face ventrale un pli saillant à l'extérieur et allongé dans le sens dorso-ventral. Ce pli s'élargit à son extrémité ventrale en se continuant dans les parois de la gouttière intestinale. Il porte un bourgeon arrondi avec une lumière intérieure assez développée. C'est ce qu'on peut considérer comme un des premiers stades de l'ébauche du foie chez l'Homme. Plus tard, l'auteur ne trouve plus de trace du pli intestinal qui supportait le bourgeon hépatique.

Jankelowitz (95 l) étudie un embryon humain de $4^{mm},7$. L'ébauche pancréatique dorsale y est représentée par un amas cellulaire de la paroi dorsale de l'intestin duodénal. Dans cette masse, qui incline déjà vers la droite, s'engage à ce moment un faible prolongement de la lumière intestinale.

Les ébauches pancréatiques ventrales partent de la base du cholédoque, de chaque côté de la ligne médiane, sous forme de bourgeons possédant une petite cavité qui se jette dans le cholédoque.

Wlassow (95 l) étudie un embryon humain de $10^{mm},5$. Le pancréas est appliqué étroitement contre la veine porte; l'auteur n'y trouve pas trace de masse pancréatique ventrale, ni de son conduit excréteur, le canal de Wirsung; Wlassow considère cet embryon comme anormal à ce point de vue, puisque seule l'ébauche dorsale s'est développée chez lui. Le canal excréteur de ce pancréas dorsal débouche un peu plus en arrière que le cholédoque, dans le duodénum.

Janosik (95 l) signale chez un jeune embryon humain deux masses de cordons pancréatiques : l'une est en connexion avec l'épithélium intestinal, l'autre plus petite est située tout près de la paroi dorsale du cholédoque, d'où, ajoute l'auteur, elle a tiré évidemment son origine.

L'embouchure de ce cholédoque est plus rapprochée de l'estomac que celle du conduit pancréatique principal. Chez un embryon plus âgé que le précédent, les choses ne se passent plus ainsi; le canal de la portion du pancréas, directement en contact avec l'épithélium intestinal, débouche plus près de l'estomac que le cholédoque.

D'après **Schultze** (96 l), chez l'Homme, le pancréas dérive d'une double ébauche par bourgeonnement de la partie antérieure de l'intestin grêle. L'une de ces ébauches est dorsale, l'autre ventrale; la première possède un canal excréteur qui se rend directement au duodénum, la seconde se jette dans le cholédoque. Le conduit excréteur de l'ébauche dorsale subit une atrophie relative. A un stade relativement peu avancé du développement, les deux ébauches pancréatiques se fusionnent.

Bromann (96 l) décrit en dessous du canal excréteur hépatique une légère évagination de la paroi ventrale du futur duodénum, qu'on pourrait considérer comme une ébauche pancréatique ventrale; en aucun autre endroit, il ne trouve chez l'embryon qu'il a étudié d'ébauche du pancréas.

Dans ses recherches sur le développement du foie chez les Mammifères, **Hammar** (97 l) trouve l'ébauche hépatique de l'Homme entièrement semblable à celle de ces animaux : c'est-à-dire, sous forme d'un diverticule unique, né aux dépens de la gouttière hépatique.

Swaen (97 l) décrit une gouttière ventrale du tube digestif située à l'extrémité inférieure du *septum transversum*. Cette gouttière hépatique se prolonge vers le haut par une sorte de cul-de-sac qui pénètre dans le *septum*. C'est aux dépens de cette formation que se constitue le foie. Le pancréas dérive de deux ébauches, dont l'une primitivement gouttière dorsale de l'intestin duodénal est un peu plus antérieure que la gouttière hépatique, ce qui indique la place ultérieure du conduit pancréatique dorsal, plus rapproché de l'estomac que le cholédoque. L'ébauche pancréatique ventrale possède un petit canal excréteur qui se rend au canal cholédoque; ultérieurement, les deux portions isolées du pancréas se souderont en une seule, la glande pancréatique de l'adulte.

Kollmann (98 l) considère la première ébauche hépatique comme un diverticule unique de l'intestin et reconnaît, chez l'Homme, l'existence de deux ébauches pancréatiques, l'une dorsale, l'autre ventrale.

Piper (00 l) observe, chez un embryon humain, un conduit pancréatique dorsal assez long, débouchant dans le tube digestif au même niveau que le cholédoque. L'ébauche pancréatique ventrale se jette par un petit canal excréteur à l'extrémité proximale du cholédoque ; cette ébauche accessoire possède deux lumières à son intérieur. L'auteur y voit l'indice probable d'une duplicité primitive. L'ébauche de la vésicule biliaire appendue également au cholédoque est pleine à ce stade (embryon de 6^{mm},8).

Helly (00 l) étudie plus particulièrement chez l'embryon humain le développement des papilles duodénales, au niveau desquelles se terminent les canaux pancréatiques et biliaires. Aux premiers stades observés par l'auteur, ces papilles font complètement défaut, le conduit pancréatique dorsal et le canal commun au conduit biliaire et pancréatique ventral, ou extrémité distale du futur cholédoque, débouchent directement dans la cavité duodénale plus ou moins spacieuse et libre. Un point de détail intéressant est signalé par Helly chez ces jeunes embryons. A l'extrémité proximale du conduit excréteur pancréatique dorsal, futur canal de Santorini, se développe un petit bourgeon épithélial creux, situé à l'intérieur même de la muqueuse duodénale. Au moment où la musculeuse du duodénum forme autour de l'extrémité des conduits pancréatiques et biliaires des ébauches de sphincter, ces canaux débouchent au sommet de papilles : l'une, *grande papille*, présente l'orifice du cholédoque, la petite papille celui du canal de Santorini. Ultérieurement le cholédoque et le conduit pancréatique ventral ou de Wirsung se réunissent dans la grande papille. A l'intérieur même de la petite papille, le conduit de Santorini présente plusieurs diverticules qui fournissent des alvéoles de tissu glandulaire. Chez un autre embryon cette petite papille présentait deux papilles accessoires, dans lesquelles débouchaient deux canalicules pancréatiques, tous les deux pourvus de tissu glandulaire.

La présence de ce tissu glandulaire pancréatique dans la petite papille paraît donc la règle et de très bonne heure, tandis que c'est l'exception dans la grande papille.

L'auteur considère le développement des deux papilles comme un effet mécanique de l'allongement considérable des canaux excréteurs, qui y débouchent.

Dans un autre travail, **Helly** (01 l) trouve chez un embryon humain de 11 millimètres, tout près de l'embouchure du cholédoque dans le duodénum, l'ébauche pancréatique dorsale qui s'ouvre par un étroit canal dans le tube digestif. Au niveau de l'abouchement de ce canal et à son côté gauche, se trouve un petit bourgeon épithélial possédant une très petite lumière à son intérieur. L'auteur observe deux ébauches pancréatiques ventrales sous forme de bourgeons, appendus aux côtés droit et gauche du cholédoque. Tandis que le bourgeon pancréatique ventral droit présente une lumière assez large, qui commence à se ramifier en alvéoles, le bourgeon pancréatique ventral gauche a des cellules plus petites et des limites plus indistinctes. Cette ébauche paraît en pleine régression et c'est pour cela que les auteurs, qui ont étudié des stades plus âgés que quatre semaines de l'évolution de l'embryon humain, ne l'ont pas vue.

Comme on le voit d'après ces analyses, les observations portant sur le développement du foie et du pancréas chez l'Homme sont relativement restreintes. En ce qui concerne le foie, il se développerait aux dépens d'une ébauche unique, diverticule ou gouttière de la paroi ventrale de l'intestin, en dessous de l'ébauche cardiaque spécialement de la portion veineuse du cœur, en avant du conduit ombilico-intestinal et entre les deux veines omphalo-mésentériques.

Ce diverticule hépatique se diviserait ultérieurement en deux portions, l'une craniale semble être seule à former, par multiplication des cellules qui la composent, l'ébauche épithéliale proprement dite ou compacte du foie. De la partie caudale de la gouttière hépatique, naîtrait, libre de toute connexion avec les travées hépatiques la vésicule biliaire et son conduit excréteur, le canal cystique.

Le pancréas humain est considéré depuis **Phisalix** (88 l) *comme dérivant de deux ébauches, l'une dorsale, l'autre ventrale.*

L'ébauche dorsale dérive de la pédiculisation d'une gouttière pancréatique (**Swaen** 97 l), *située au côté dorsal du futur duodénum en face de la gouttière hépatique. La partie proximale du diverticule pancréatique ainsi formé donne le canal excréteur du pancréas dorsal ou canal de Santorini, dont la position varie plus ou moins par rapport à l'ébauche de l'estomac et l'embouchure du cholédoque.*

L'ébauche pancréatique ventrale est constituée, d'après les récentes recherches de **Helly** (01 l), *par deux bourgeons appendus aux côtés du cholédoque, mais seul le bourgeon pancréatique ventral droit contribuerait à former une partie de la glande de l'adulte, le bourgeon ventral gauche s'atrophierait et disparaîtrait avant la quatrième semaine. Le pancréas ventral débouche par un petit canal excréteur, futur canal de Wirsung dans la portion proximale du cholédoque; d'après une observation de* **Hamburger** (92 l), *ce canal pancréatique pourrait se rendre directement dans le duodénum chez de très jeunes embryons, et ne se réunirait qu'ultérieurement au cholédoque. La glande pancréatique de l'adulte se forme par fusion des deux ébauches de l'embryon au côté gauche de la veine porte. Après cette fusion, le canal de l'ébauche dorsale perd sa prépondérance sur celui de l'ébauche ventrale; en d'autres termes, le canal de Santorini paraît s'atrophier par rapport à celui de Wirsung.*

Autres mammifères.

Chat. — **Felix** (92 f) a examiné au point de vue des ébauches pancréatiques, une série de coupes d'un embryon de 9 millimètres. Le pancréas dorsal, déjà assez développé, fait une saillie assez considérable du côté gauche de l'intestin et le cholédoque s'allonge vers la gauche (à droite, figures inversées). Son canal excréteur débouche dans le cholédoque près de son insertion sur l'intestin.

Chez un embryon de 11 millimètres, l'ébauche pancréatique dorsale est près de se fusionner à la ventrale.

Hammar (93 l) a reconstruit, chez un embryon de Chat de

5 millimètres, les ébauches pancréatiques et hépatique. Le parenchyme hépatique déjà assez développé est situé à l'extrémité distale d'un canal relativement large, branché sur le futur duodénum. Ce rudiment de cholédoque se renfle à sa partie ventrale près de la portion glandulaire du foie en une petite vésicule, ébauche cystique. Le pancréas dorsal fortement incurvé à droite débouche dans le duodénum, à peu près au même niveau que le canal excréteur hépatique.

Il n'y a pas de trace à ce stade d'ébauche pancréatique ventrale.

Chez le Chat, comme chez beaucoup d'autres Mammifères, **Hammar** considère la première ébauche du foie comme impaire, (gouttière hépatique).

Helly (01 l) trouve deux ébauches pancréatiques ventrales, sous forme de bourgeons pleins des parois latérales du cholédoque ; aux stades suivants, il ne voit plus qu'une ébauche ventrale (fusionnement des deux ébauches ou atrophie de l'une d'elles). Les deux ébauches pancréatiques dorsale et ventrale se fusionnent à la face antérieure de la veine omphalo-mésentérique droite, future veine porte.

Chien. — **Hammar** (93 l) a obtenu, avec des séries de coupes d'embryons de Chien, des reconstructions plastiques très semblables à celles se rapportant aux premiers stades du développement du foie chez le Lapin : une ébauche hépatique compacte et bilobée, branchée sur un canal unique dérivé de la gouttière hépatique primitive. L'auteur s'élève à ce propos contre une ancienne donnée de **Bischoff** suivant laquelle il y aurait deux conduits hépatiques primitifs chez le Chien.

— Chez la *Souris*, d'après le même auteur, la première ébauche hépatique est aussi entièrement comparable à celle du Lapin ou du Chien.

Porc. — **Jankelowitz** (95 l) était déjà arrivé, par l'étude des embryons de cet animal, aux mêmes conclusions que chez l'embryon humain (voir plus haut) : existence d'un pancréas dorsal et d'une ébauche ventrale.

Wlassow (95 l) trouve, au plus jeune stade qu'il a pu se procurer (embryon de 8 mm.), une ébauche pancréatique ventrale unique, appendue à l'extrémité proximale du canal cholédoque.

Sur ce dernier, commence à se différencier la vésicule biliaire avec un rudiment de canal cystique. L'auteur pense qu'à aucun moment, chez cet animal, l'ébauche pancréatique ventrale n'est en rapport direct avec l'intestin. L'abouchement de l'ébauche pancréatique dorsale dans le duodénum se fait un peu plus bas que celui du cholédoque. Les deux ébauches pancréatiques se fusionnent entre elles, en entourant la veine porte; à ce moment le canal excréteur de l'ébauche pancréatique ventrale se ferme; seul le conduit pancréatique dorsal persiste.

Völker (01 l) remarque, chez un embryon du même animal, un petit bourgeon plein de la paroi postérieure du cholédoque, entre l'abouchement de ce canal dans le duodénum et une légère évagination, future vésicule biliaire. Le pancréas dorsal débouche par une partie rétrécie dans le duodénum, un peu en dessous et en arrière du cholédoque.

Chez un embryon plus âgé, Völker fait une observation très intéressante, quoique isolée, c'est celle d'un petit pancréas accessoire dorsal, situé un peu plus postérieurement que l'ébauche dorsale proprement dite.

L'ébauche du canal pancréatique dorsal, née par constriction de la partie proximale du diverticule primitif, perd sa lumière à un certain stade, bien que ses cellules gardent une disposition radiée. Après que les deux pancréas se sont fusionnés en formant autour de la veine porte un anneau glandulaire complet, le conduit pancréatique ventral s'atrophie et disparaît.

Mouton. — La première apparition du pancréas dorsal chez cet animal se fait, d'après Stoss (91 l), sous forme de deux évaginations latérales de la paroi dorsale du futur duodénum. Au même niveau, mais du côté opposé, ventralement, débouche le cholédoque primitif (embryon de 4 mm.).

Chez un embryon de $4^{mm},5$ de long, en plus des deux ébauches dorsales, apparaissent deux ébauches pancréatiques ventrales sous forme d'épaississements des parois latérales du duodénum, au point où il se continue avec le cholédoque primitif.

Les évaginations pancréatiques dorsales se péditulisent ultérieurement, ainsi est constitué un canal excréteur du pancréas dorsal. L'ébauche pancréatique ventrale résultant de la fusion

des deux épaississements précités, acquiert aussi un canal excréteur qui débouche dans le duodénum, par un orifice commun avec le cholédoque. Après fusion des deux ébauches pancréatiques, le canal excréteur de l'ébauche dorsale s'atrophie et disparaît.

Janosik (95 l) ne voit qu'une ébauche pancréatique ventrale chez les embryons de Brebis; cette ébauche naît aux dépens des parois du canal excréteur du foie.

Joubin (95 l) décrit l'atrophie du canal excréteur du pancréas dorsal chez le Mouton; ce canal peut s'atrophier très rapidement, quand il a contracté de bonne heure des anastomoses avec le canal de la glande pancréatique ventrale. Son extrémité proximale en rapport avec l'intestin se transforme d'abord en cordon cellulaire plein, qui disparaît ultérieurement. Chez un seul embryon, l'auteur a trouvé un double canal de Wirsung résultant probablement d'une ébauche pancréatique ventrale double, non fusionnée en un bourgeon unique.

Hertwig (96 l) confirme en partie les observations de **Stoss**, mais décrit une double ébauche pancréatique ventrale, née sous forme de deux évaginations. Ces deux diverticules apparaissent sur la paroi ventrale du futur duodénum à droite et à gauche de l'ébauche hépatique.

Ces deux ébauches se pédiculisent, se soudent probablement (sans que l'auteur le dise) et sont rattachées à l'intestin par un petit conduit excréteur, le conduit de Wirsung. Ultérieurement la partie dorsale de l'ébauche pancréatique se fusionne à la partie ventrale, par suite de la rotation du duodénum, et les deux canaux pancréatiques se mettent en communication l'un avec l'autre.

Laguesse (97 l) observe une seule ébauche pancréatique ventrale chez le Mouton et une ébauche dorsale qui apparaît sous forme de diverticule. Les parois de ce diverticule fournissent le tissu glandulaire de l'organe et sa portion proximale se transforme en conduit excréteur ou conduit de Santorini.

Le pancréas ventral d'abord plein et appendu au cholédoque se creuse d'un canal, le conduit de Wirsung.

Choronshitzky (99 l), au stade le plus jeune qu'il étudie,

trouve le foie déjà assez développé et réuni par un conduit unique, futur cholédoque, au tube digestif.

Au point où la paroi ventrale de ce chodéloque se continue avec celle de l'intestin, cette dernière présente un épaississement et une évagination caractéristiques, c'est l'ébauche de la vésicule biliaire. A ce stade le pancréas dorsal est représenté par un diverticule dorsal de l'intestin, dirigé en arrière. Les deux ébauches ventrales apparaissent sous forme de diverticules de la même zone intestinale, qui fournit la vésicule biliaire et qui est longée de chaque côté par les veines omphalo-mésentériques.

Ces deux ébauches pancréatiques accessoires se fusionnent peu de temps après leur apparition et se confondent ultérieurement avec l'ébauche dorsale pour donner le pancréas de l'adulte, mais sans former d'anneau péri-veineux, soit autour de la veine omphalo-mésentérique, soit autour de la veine porte. C'est au côté gauche de ce dernier vaisseau que s'unissent ces deux masses glandulaires.

Spermophilus. — **Janosik** (95 l) avait déjà signalé chez cet animal l'existence d'une seule ébauche pancréatique, sous forme d'un amas cellulaire de la région dorsale de l'intestin duodénal. Le foie à ce stade est composé de deux canaux, l'un droit, l'autre gauche. A aucun moment le canal pancréatique n'entre en rapport avec le cholédoque. L'ébauche pancréatique dorsale se complète par des amas glandulaires, apparus près de l'endroit où le canal pancréatique débouche dans l'intestin et aux dépens de ce canal pancréatique probablement.

Les embryons du même animal ont été à nouveau étudiés par un élève du précédent auteur, **Völker** (01 l). Ce dernier décrit la première origine du foie chez l'animal en question sous forme de deux diverticules creux de la paroi ventrale intestinale.

Le pancréas dorsal, qui est la seule ébauche pancréatique, est primitivement un épaississement de la région dorsale du futur duodénum : cet épaississement présente une petite cavité. L'ébauche pancréatique en s'accroissant forme un anneau incomplet autour de la veine omphalo-mésentérique.

Rat. — **Helly** (01 l) trouve chez un embryon de 2^{mm},6 une

évagination mal limitée de la paroi dorsale du futur duodédum, en face de l'ébauche hépatique, c'est le futur pancréas dorsal. Chez un embryon plus âgé, la paroi ventrale du conduit excréteur du foie est épaissie, mais sans présenter nettement d'ébauche cystique. A la base de ce conduit, se montrent deux petits amas cellulaires pleins de chaque côté de la ligne médiane. Ce sont là les ébauches pancréatiques ventrales. Ultérieurement, tandis que l'ébauche pancréatique ventrale droite s'accroît en dimensions, la gauche se perd insensiblement dans la paroi du conduit hépatique; elle disparaît du reste bientôt en s'atrophiant ou en se fusionnant avec l'ébauche droite. Par suite de leur accroissement en longueur, ces deux ébauches pancréatiques forment le début d'un anneau autour de la veine porte, mais cet anneau reste incomplet; la fusion des deux ébauches se fait non par leur extrémité, mais près de leur base au côté gauche du vaisseau veineux afférent hépatique. Ce qui est très particulier chez les embryons de cet animal, c'est l'évolution des conduits pancréatiques. Tandis que le conduit pancréatique ventral débouche dans un petit tronc commun avec le canal hépatique, le conduit hépato-pancréatique, le conduit du pancréas dorsal s'oblitère et s'atrophie entre la glande et le tube digestif; mais par suite de sa fusion avec le pancréas ventral, la glande dorsale entre en connexion avec le conduit hépato-pancréatique et y débouche par un canal excréteur.

Cobaye. — **Helly** (02 l) a étudié quelques embryons de cet animal; le diverticule hépatique, première ébauche du foie est unique. La première ébauche du pancréas dorsal est représentée par une gouttière extrêmement allongée de l'intestin moyen du côté dorsal.

Les ébauches pancréatiques ventrales sont deux bourgeons pleins de la partie proximale du cholédoque. Ces deux ébauches régressent rapidement après leur apparition et chez des embryons un peu plus âgés, l'auteur n'en trouve plus de trace.

— **Keibel** (02 l) signale trois ébauches pancréatiques chez *Echidna*. Les deux ébauches ventrales naissent du cholédoque; le conduit pancréatique dorsal persiste chez des embryons avancés en développement; celui des ébauches ventrales, ou

conduit principal, débouche avec le canal cholédoque dans le duodénum.

Recherches personnelles.

Matériaux. Technique. — Les matériaux qui m'ont servi à des recherches originales proviennent de diverses sources. J'ai examiné quelques embryons d'une Chauve-souris, *Miniopterus Schreibersii* Natt., fixés pendant plusieurs jours dans le bichromate acétique; la corne utérine contenant l'embryon avait été incisée préalablement.

M. le Professeur **Nicolas** a mis aussi à ma disposition plusieurs séries de sa collection d'embryons d'*Anguis fragilis*. Ils étaient fixés soit au sublimé acétique, soit au liquide de Zenker.

Les embryons de Canard dont je me suis servi ont été recueillis dans des œufs incubés artificiellement, de provenance diverse et imprécise. Le Canard domestique de nos pays présente un certain nombre de variétés. Les œufs peuvent se diviser au point de vue de leur aspect extérieur en deux classes principales. Les uns ont une coquille d'un blanc sale, à aspect légèrement translucide, comparable, à part la solidité, à du parchemin irrégulièrement mouillé. Les autres ont une belle teinte vert d'eau, répartie également sur toute la surface de l'œuf. Ces deux sortes d'œufs dont la taille moyenne est entièrement semblable, appartiennent-ils à des variétés différentes du Canard domestique, ou bien la teinte verte est-elle due à une alimentation spéciale des Canes qui les produisent? je l'ignore. En tout cas, il est facile de trouver des intermédiaires, en ce qui concerne l'aspect de la coquille, entre ces deux sortes d'œufs.

Pour fixer les stades jeunes, je me suis servi de liquides au sublimé : liquide de Carnoy, sublimé acétique, liquide de Zenker. Tous ces réactifs fixateurs ont l'avantage de durcir très fortement le blastoderme, dès les premiers moments de leur application. Ils permettent d'obtenir des embryons avec un minimum de plissement ou de dislocation des différents feuillets primitifs.

Pour des stades plus avancés du développement, lorsqu'on

peut détacher l'embryon en sectionnant son pédicule ombilical, les réactifs qui me paraissent donner les meilleurs résultats, au point de vue de la conservation des rapports des différents organes entre eux, sont les liquides à base de bichromate de potasse; j'ai employé de préférence le bichromate acétique et le liquide de Zenker.

Il est possible d'atténuer les inconvénients qui résultent de la présence de sublimé dans cette dernière solution, en n'y laissant séjourner que peu de temps les embryons volumineux; il est inutile de dépasser douze heures pour ceux qui ont au moins cinq à six jours d'incubation, si on les immerge ensuite directement et sans lavage préalable dans le bichromate acétique. On peut les laisser quelques jours dans ce liquide, en ayant soin de changer plusieurs fois la solution. De cette façon, le séjour utile dans la solution d'alcool iodé est notablement diminué.

J'ai employé aussi avec succès le liquide de Bouin et celui de Rabl.

Je me suis servi comme méthodes de coloration en masse, qui sont les plus pratiques, lorsqu'on a en vue des reconstructions plastiques ou graphiques, de celle au carmin boracique et au carmin alcoolique de Mayer. Un léger degré de surcoloration est souvent utile lorsqu'on se sert d'un appareil à projection microscopique et de grossissements relativement forts (200 diamètres par exemple).

L'épaisseur optima des coupes sériées me paraît être 10 μ; au-dessous de cette épaisseur, les déformations par suite de l'emploi de l'inclusion à la paraffine deviennent très considérables; plus épaisses, les coupes se présentent mal à l'examen aux forts grossissements du microscope.

Je n'ai pas encore trouvé de moyen pratique pour supprimer ou tout au moins éviter en partie les inconvénients de la paraffine et surtout l'aplatissement de la pièce dans le sens du passage du rasoir. Sans avoir fait de mesures précises à ce sujet, il semble que la déformation des coupes par le passage du rasoir soit moins considérable avec les microtomes à glissière.

J'ai cherché aussi à toujours obtenir un étalement régulier, égal pour toutes les coupes d'une même série. Le résultat

obtenu étant indiscutablement en rapport avec l'état de l'atmosphère ambiante, il est de toute nécessité d'étaler les coupes d'une même série, autant que possible au même moment.

Un procédé qui m'a paru très pratique, consiste à superposer au-dessus de l'étuve à inclusion un certain nombre de plaques de verre. La température de ces lames décroît à mesure qu'elles sont plus éloignées des parois de l'étuve; il est facile d'en trouver une à la température *optima*, ce qui se voit avec un peu d'habitude. On y placera un instant le porte-objet sur lequel les coupes s'étaleront au moyen de l'eau distillée.

Un procédé qui exige plus d'habitude peut-être, mais qui me paraît donner encore de meilleurs résultats est le suivant. On enlève de dessus l'étuve une ou deux plaques de verre, après qu'on a trouvé celle qui était à la température *optima* de l'étalement. On place la lame supportant les coupes sur la plaque de verre découverte, les coupes commencent à s'étaler très rapidement; aussitôt on enlève de l'étuve les plaques de verre qui la recouvrent encore et sur lesquelles reposent les coupes à étaler. La température des plaques baissant rapidement, il n'y a aucun danger que la paraffine des coupes ne fonde ou se disloque, mais l'étalement continue lentement et d'une façon très régulière, surtout si on a soin d'incliner dans différents sens, comme pour développer un cliché, la lame reposant sur les plaques de verre tièdes. L'eau distillée circule ainsi au-dessous des coupes et égalise la température des différents points de la lame, ce qui donne un étalement très régulier. On replace ensuite sur l'étuve les plaques de verre qu'on en avait enlevées et après quelques instants, pendant lesquels on enlève l'excès d'eau de la lame et on chasse les bulles d'air, on peut de nouveau étaler sur une nouvelle lame toute une série d'autres coupes.

La méthode de reconstruction plastique dont je me suis servi est celle de Born; j'ai renoncé, provisoirement tout au moins, à me servir de lignes de définition indépendantes de celles qu'on peut trouver dans l'objet lui-même. La superposition de lignes précises, telles que les contours de la corde dorsale ou du tube nerveux, quelquefois même de l'embryon lui-même, les parois de la cavité cœlomique et du tube intestinal, me paraissent

définir dans l'espace une reconstruction plastique plus exactement que des cotes prises sur la coupe d'un plan de définition. Il est extrêmement difficile, voire même impossible de rendre un tel plan stable et non déformable.

Une cause d'erreur qu'indique **Hammar** (02 m) consiste en l'allongement du modèle plastique par l'impossibilité d'un accolement parfait des lames de cire d'épaisseur déterminée. Il est facile de remédier à ce défaut en pratiquant, comme l'indique **Born**, la superposition des plaques par groupes qui en contiennent un nombre égal; avec des règles en bois ou en métal d'épaisseur voulue et une presse à surfaces planes, je ramène chaque groupe d'un certain nombre de lames de cire à l'épaisseur exacte.

Dans l'étude des premiers stades de développement du tube digestif et de ses annexes, je me suis servi d'une méthode de reconstruction graphique d'épaisseurs, que je vais résumer ici (**Weber**, 02 m). Après avoir fait choix d'un axe suivant lequel orienter la reconstruction, je projette sur un plan tous les points où le feuillet intestinal a même épaisseur. Ces épaisseurs sont mesurées sur les dessins des coupes. Avec un grossissement de 200 diamètres, en se servant du millimètre comme unité de mesure, il est possible de fixer sur chaque dessin la position de points où le feuillet étudié a une épaisseur variable de $\frac{1^{mm}}{200}$ c'est-à-dire 5 μ. La projection de ces points est faite sur un plan adopté, ou mieux sur des portions de plan qu'on place les unes à côté des autres, dans un plan principal unique, celui du dessin de la reconstruction. En joignant par des lignes la projection des points d'égale épaisseur, on obtient des courbes délimitant des plages, où la variation de l'épaisseur du feuillet est inférieure à 5 μ, pour le grossissement indiqué, dans une même plage, supérieure à 5 μ d'une plage à l'autre. En recouvrant chaque zone délimitée par une courbe d'égale épaisseur, d'une teinte appropriée, on obtient une reconstruction représentant le feuillet étudié par transparence; les zones les plus teintées correspondent aux régions les plus épaisses.

On complète les renseignements que donne cette méthode,

en projetant sur le plan de la reconstruction, l'axe du fuseau des mitoses contenues dans le feuillet et les contours des principaux organes voisins.

ORIGINE DES ÉBAUCHES DU FOIE ET DU PANCRÉAS CHEZ LES AMNIOTES.

Oiseaux. — Embryons de Canard. — Bien que j'aie étudié au point de vue de la constitution des ébauches hépatique et pancréatiques, des embryons de Reptiles et de Mammifères, je préfère ne pas suivre l'ordre naturel qui serait celui de la classification zoologique, et je décrirai d'abord les faits que j'ai observés chez les embryons de Canard, parce que c'est chez eux que j'ai pour la première fois fait ces constatations nouvelles, que je les ai étudiées dans leurs détails, et possédé des matériaux plus nombreux. Les embryons de Reptiles et de Mammifères m'ont servi seulement à vérifier si les faits en question se retrouveraient chez les autres Amniotes et à confirmer l'importance générale des dispositions que présentent les embryons de Canard.

STADE I. — *2 protovertèbres. Incubation trente heures.*

Il faut remonter à un embryon de deux protovertèbres, pour trouver les premières modifications de l'entoderme, en rapport avec la constitution du tube digestif. Au stade où nous l'étudions, le feuillet entodermique, dans toute la région embryonnaire proprement dite, c'est-à-dire depuis le canal neurentérique jusqu'au début du repli céphalique, présente d'une façon générale, une épaisseur très faible, moins de 5 μ. Ce fait n'est pas spécial au Canard ; tous les auteurs qui se sont occupés des premiers stades du développement des Oiseaux, ont vu qu'à une masse entodermique primitive, relativement compacte et formée de plusieurs couches de cellules, succédait un feuillet entodermique très mince, tel qu'on le trouve chez le Canard de deux protovertèbres.

La reconstruction graphique d'épaisseur de ce feuillet dans la région embryonnaire est représentée planche XVII. La corde dorsale est un cordon cellulaire aplati, souvent mal limité ; elle n'est plus adhérente à l'entoderme qu'à son extrémité posté-

rieure, au niveau du bouton de Hensen et à son extrémité antérieure. De ce côté le repli céphalique de l'embryon (*Rc*) ébauche un rudiment d'intestin antérieur, qui est en dehors des limites de la reconstruction d'épaisseur. C'est à la paroi dorsale de ce cul-de-sac intestinal céphalique, que la corde dorsale représentée par un amas cellulaire mal délimité, se soude ; mais en un point situé plus en arrière (x) et indiqué sur la reconstruction par une ligne pointillée, le feuillet entodermique ne passe pas sans interruption au-dessous de la corde dorsale, il se fusionne avec elle de chaque côté de la ligne médiane.

Immédiatement au-dessous de la corde, directement en contact avec elle, on remarque à ce stade une série de légers épaississements de l'entoderme (*Hych* et *Hych'*). La plupart de ces zones sont d'une épaisseur supérieure à 5 μ, rarement à 10, mais elles se fondent avec le feuillet environnant et rien dans la faible saillie qu'elles forment, ou dans leurs limites imprécises, n'autorise à les décrire comme des tubercules (pl. XXIII, fig. 7 et 8). Leur aspect étudié à un fort grossissement indique même que toutes ces petites zones n'ont pas une structure identique. Dans la région voisine du bouton de Hensen et au niveau des protovertèbres, où à chaque paire de somites constitués ou ébauchés paraît répondre un de ces petits épaississements (*Hych'*), les cellules qui les forment n'ont pas encore pris complètement l'aspect de cellules aplaties presque endothéliformes, qu'elles possèdent sur les côtés, ou entre les épaississements sous la corde dorsale (pl. XXIII, fig. 8). D'autre part, leurs limites avec le cordon cellulaire cordal est assez vague. On a l'impression qu'en ces points, où se trouvent aussi quelques mitoses, l'entoderme dont vient de naître la corde, n'a pas encore acquis complètement la structure d'un feuillet et qu'il a gardé un reste de sa constitution primitive. La nature des épaississements (*Hych*) situés en avant de la corde dorsale est un peu différente (pl. XXIII, fig. 7) ; les cellules qui constituent le feuillet entodermique ont pris nettement une structure épithéliale, mais leur épaisseur n'est pas partout la même, en certains points de la ligne médiane au-dessous de la corde dorsale, elles présentent une plus grande épaisseur, ou même chevauchent légèrement l'une sur l'autre, en donnant

çà et là au feuillet entodermique une épaisseur de deux cellules.

Je crois qu'il faut voir dans ces zones légèrement épaissies, situées en avant des protovertèbres, la première modification du feuillet intestinal, en rapport avec la formation de cette crête médiane dorsale, caractéristique de l'intestin céphalique des Ichthyopsidés, l'hypocorde céphalique (**Nicolas**, 99 m).

La paroi du rudiment d'intestin céphalique est assez épaisse et mal limitée en avant, où elle contracte des connexions intimes avec la paroi du tube nerveux; au côté dorsal, sur la ligne médiane, elle est unie à une masse cellulaire, qui se perd sur les côtés dans les premières traces du mésenchyme céphalique et qui est la prolongation antérieure de la corde dorsale.

Sur les côtés de la ligne médiane, la paroi dorsale de l'intestin céphalique est relativement mince; les parois latérales et ventrale sont par contre fort épaisses; immédiatement en arrière du point où le rudiment d'intestin céphalique se continue avec la première manifestation d'une gouttière digestive de l'entoderme, les épaississements des parois latérales de l'intestin antérieur se prolongent en arrière dans les deux versants de la gouttière digestive à peine ébauchée et sur l'entoderme étalé qui leur fait suite. Il importe de bien préciser la place de ces zones latérales plus épaisse, *Zc*. Le processus qui a donné naissance à l'intestin antérieur, le reploiement céphalique s'accentuant, elles seront incorporées au tube intestinal dont elles formeront les parois ventrale et latérales. Elles reposent sur le vitellus et sont sous-jacentes à cette partie du mésoderme, qui se perd du côté interne dans les éléments du mésenchyme céphalique. C'est en ce point que, dans le feuillet mésodermique, apparaît une série de clivages donnant naissance au cœlome, plus spécialement à la cavité pariétale; à ce niveau également, se détachent des éléments mésenchymateux de la face supérieure du feuillet entodermique; ces éléments contribuent à former les *cellules vaso-cardiaques*, première origine du tube endocardique (**Weber**, 02 m).

Les épaississements latéraux du feuillet entodermique (*Zc*) sont donc sous-jacents à la région la plus interne du mésoderme, celle qui donnera naissance à la portion de la cavité pariétale la plus voisine de la ligne médiane (fig. 1).

En outre, d'une façon générale, on peut donc dire qu'aux stades jeunes, les parois de l'ébauche du tube digestif, dans la région céphalique des Oiseaux, sont constituées par deux grandes zones, l'une ventrale et latérale épaisse, l'autre dorsale mince présentant seulement, sur la ligne médiane, un léger épaississement hypocordal.

En ce qui concerne la répartition des mitoses du feuillet entodermique dans toute la zone reconstruite, ces divisions cellulaires sont localisées, dans la région céphalique, aux deux zones

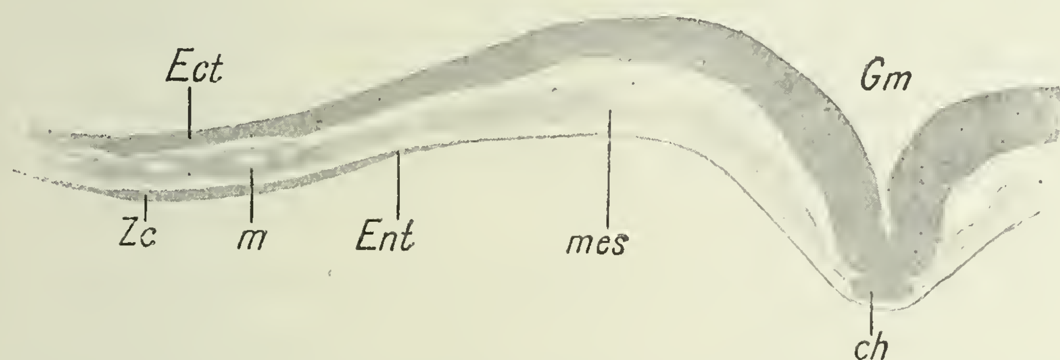


Fig. 1. — Coupe transversale d'un embryon de Canard de 2 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. La coupe passe en arrière de l'intestin céphalique et montre les zones épaissies latérales *Zc* de l'entoderme, *Ent*. Remarquer la position de ces zones au-dessous de la région du mésoderme où apparaissent les premières traces d'une cavité cœlomique. *Ect*, ectoderme; *ch*, corde dorsale; *m*, mésoderme; *més*, mésenchyme; *Gm*, gouttière médullaire.

latérales épaissies (*Zc*) signalées plus haut; la direction de leur fuseau est presque toujours transversale.

On en trouve aussi quelques-unes sur la ligne médiane, dans les petits épaississements hypocordaux que j'ai décrits. Dans toute la portion du feuillet entodermique située en arrière des épaississements latéraux, les mitoses sont encore en majeure partie transversales, plus nombreuses à droite de la ligne médiane qu'à gauche et réparties irrégulièrement. Sur la ligne médiane, on en trouve un certain nombre, la plupart dans les petites zones hypocordales que j'ai signalées.

Stade II. — *8 à 11 protovertèbres. Incubation trente-huit heures.*

Chez un embryon de Canard de huit protovertèbres, l'intestin antérieur s'est considérablement allongé, il débouche dans la gouttière intestinale au niveau de l'*aditus anterior*. Il a gardé les dispositions caractéristiques de ses parois aux stades précédents. Sur la paroi dorsale très mince se trouve une petite crête hypocordale médiane. Les parois ventrale et latérales sont au

contraire fort épaisses. La paroi ventrale, le plancher de l'intestin céphalique, se réfléchit au niveau de l'*aditus anterior* et passe sur le vitellus. Cette région du feuillet entodermique présente donc deux portions horizontales, dans la position naturelle de l'embryon, et une verticale assez courte du reste. Cette dernière, très étroite est limitée sur les côtés par sa continuation avec les parois latérales de la gouttière digestive.

L'ensemble forme donc comme une petite proue de vaisseau tournée contre l'extrémité postérieure de l'ébauche cardiaque; c'est dans cette région que se formera plus tard l'ébauche du foie. Certains auteurs lui accorderaient dès à présent le nom de gouttière hépatique, mais pour ne pas préjuger de son évolution, je lui laisserai le nom plus exact de *lèvre antérieure de l'ombilic intestinal.*

Immédiatement après sa réflexion sur le vitellus, l'entoderme ne présente plus qu'une épaisseur relativement faible. Les épaississements des parois latérales de l'intestin antérieur se prolongent en arrière à une certaine distance sur les deux versants de la gouttière intestinale. La reconstruction graphique d'épaisseur de la planche XVIII représente, à sa partie antérieure, une portion de la paroi dorsale de l'intestin céphalique ; plus en arrière, la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal a été sectionnée théoriquement sur la ligne médiane, et ses parois latérales étalées en même temps que celles de la gouttière digestive, dans toute sa portion antérieure. Sur la paroi dorsale de l'intestin antérieur, une zone longitudinale plus foncée indique la place de l'épaississement hypocordal (*Hych*) ; il se prolonge à son extrémité postérieure par une bande transversale, qui se perd de chaque côté dans des zones épaissies que je vais décrire. Immédiatement en dehors de l'hypocorde, la paroi intestinale est fort mince, puis elle s'épaissit graduellement pour atteindre son maximum d'épaisseur aux limites latérales de la reconstruction. Comment peut-on envisager dans leur ensemble les zones épaissies du feuillet entodermique, au niveau de la gouttière intestinale, c'est-à-dire à ce stade dans la région craniale du futur intestin moyen? Il faut d'abord remarquer que dans sa majeure partie l'entoderme est fort mince (moins de 5 μ) ; ce n'est

que dans les régions voisines de la ligne médiane de l'embryon qu'apparaissent des plages d'épaisseur supérieure à 5 μ, dépassant 10 μ en certains points. Sur la ligne médiane par contre, directement en arrière de la terminaison caudale de l'hypocorde, le feuillet digestif est resté très mince. D'une façon générale, les épaississements qu'il présente sur le graphique continuent en arrière ceux de la paroi ventrale de l'intestin céphalique, en passant par la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, et prolongent aussi, comme il est facile de le remarquer, ceux des parois latérales de ce même segment de l'intestin. Ces deux zones différenciées sont constituées par plusieurs couches d'éléments, tandis que la partie de l'entoderme restée mince est formée d'une seule assise cellulaire. Elles présentent un étalement variable ; au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, elles dépassent légèrement l'étendue de cette gouttière ; un peu en arrière, leur largeur diminue subitement, une profonde encoche du feuillet entodermique, à une seule assise de cellule, s'avance vers la ligne médiane. Immédiatement après, les deux zones épaissies s'étalent de nouveau et reconquièrent leurs dimensions transversales primitives. Dans toute cette région, elles sont séparées sur la ligne médiane par une zone très mince du feuillet digestif. En continuant à les suivre vers l'extrémité caudale, les deux zones épaissies présentent une largeur moindre, se rapprochent et se fusionnent sur la ligne médiane. Quelques points restés minces directement au-dessous de la corde dorsale, indiquent comment s'est faite la fusion. Si l'on cherche à se représenter, non plus dans un plan mais dans l'espace, la situation de ces zones épaissies, on peut leur décrire deux portions médianes : une antérieure ou craniale est située au-dessous de la paroi ventrale de l'intestin céphalique, au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, et une postérieure, ou caudale, qui termine les épaississements en question, en arrière sur le faîte des deux versants de la gouttière digestive. Ces deux portions médianes sont réunies par des zones latérales, qui font partie des parois latérales de la gouttière intestinale. Ainsi est formé un véritable anneau différencié dans la région antérieure du futur intestin moyen. Cet anneau très fortement oblique

passe au-dessous de la région intestinale au niveau de la lèvre ombilicale antérieure, au-dessus très en arrière, en une région plus rapprochée à ce stade du canal neurentérique que de l'*aditus anterior*. Ainsi que je l'ai fait remarquer précédemment, la zone annulaire d'épaisseur supérieure à 5 μ que je viens de décrire, présente en certains points des plages plus épaisses. Tout d'abord, immédiatement en arrière de l'*aditus anterior*, des épaississements assez considérables tapissent les parois de la gouttière digestive, sur les côtés de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal. Ces zones différenciées par le nombre d'éléments cellulaires superposés qui les constituent, peuvent se décomposer d'une façon schématique de la façon suivante : deux zones épaissies longitudinales h_1 et h_2, réunies à leur extrémité postérieure par une zone transversale *pv*. La zone longitudinale interne h_2 fait partie du groupe des épaississements des parois latérales et ventrale de l'intestin céphalique et les prolonge en arrière et sur la ligne médiane. La zone longitudinale h_1, externe par rapport à la première sur la reconstruction plane, est plus exactement ventrale, en lui donnant sa véritable position dans l'espace; elle est moins marquée à gauche qu'à droite. Ces deux zones longitudinales ne sont pas unies et régulières, mais présentent plusieurs points atteignant au delà d'une épaisseur de 20 μ et constituant de véritables petits tubercules. Les zones transversales *pv* par contre sont d'une épaisseur régulière d'environ 10 μ.

Continuant la direction de la zone latérale interne, se trouvent assez voisines de la ligne médiane une série de petites plages d'épaisseur d'environ 10 μ, aux limites arrondies. Ces zones ne peuvent en rien être comparées à des tubercules, très restreintes en avant, elles prennent plus d'importance en arrière (*pd*), non en épaisseur mais en étendue. Malgré l'irrégularité de leurs limites, et leur confluence en certains points, des incisures incomplètes ou complètes les divisent en quatre segments, les trois premiers, antérieurs, assez étendus, le quatrième plus réduit.

A une certaine distance de ces plages d'une épaisseur de 10 μ, on en trouve deux autres qui occupent de chaque côté de la

ligne médiane la même position que la précédente, et se trouvent à l'extrémité caudale et dorsale de l'anneau épaissi décrit précédemment. Sur la ligne médiane même, un peu en avant de ces deux derniers épaississements, on en trouve un assez limité *Hypd*, et de même épaisseur que les précédents.

D'une façon résumée, on peut dire que l'anneau épaissi et continu que j'ai signalé, présente toute une série d'épaississements plus considérables mais discontinus, les uns répartis sur les parois de la gouttière digestive sur les côtés de la lèvre ombilicale antérieure h_1, h_2, *pv*, en rapport, comme la suite le montrera, avec le développement des diverticules hépatiques primitifs et des ébauches pancréatiques ventrales; les autres situés sur les parois de la gouttière intestinale, de chaque côté de la ligne médiane, présentent une certaine étendue en différents points *pd* I, II, III, et IV et occupent même la ligne médiane *Hypd*, au niveau de la région dorsale de l'anneau épaissi. Ce sont là, ainsi qu'on le verra, en grande partie les premières manifestations des ébauches pancréatiques dorsales. Pour simplifier la description et tout en réservant la justification de ce terme, je donnerai dès à présent à l'anneau épaissi précité de l'entoderme intestinal, le nom de *zone annulaire hépato-pancréatique*.

En comparant la reconstruction de la planche XVIII à celle de l'embryon de deux protovertèbres, il est facile de se rendre compte de la manière dont cette zone annulaire hépato-pancréatique a pris naissance. C'est par l'extension en arrière des épaississements latéraux du feuillet entodermique, puis leur soudure sur la ligne médiane, tandis qu'au niveau de la réflexion de la paroi ventrale de l'intestin antérieur, au point de formation de la lèvre antérieure ombilicale, ces épaississements prenaient plus d'importance, par leur extension dans le sens latéral et leur épaisseur propre. Les petites zones épaissies, médianes et antérieures du stade précédent que j'avais nommées épaississements hypocordaux, ont donné la crête hypocordale, que sur la reconstruction du stade de huit protovertèbres, on trouve régulière et continue. Quant à la région médiane, caudale ou dorsale de l'anneau hépato-pancréatique, je ne crois pas qu'elle

dérive directement des petites zones épaissies *Hych'* de la partie postérieure de la reconstruction précédente. Ces points avaient comme je l'ai dit une constitution particulière et primitive, tandis que maintenant, dans toute la région embryonnaire, le feuillet entodermique a une structure nettement épithéliale et d'une grande régularité. La petite plage médiane *Hypd* de la partie postérieure de l'anneau hépato-pancréatique me paraît être une nouvelle formation. Cette hypothèse sera confirmée par l'examen de la reconstruction suivante.

D'après l'examen de la planche XVIII, on voit que les divisions cellulaires du feuillet entodermique, dans toute la portion étudiée, ont en majeure partie une direction du fuseau transversale. Ce fait est en rapport avec la formation de la gouttière digestive, qui résulte d'un allongement de l'entoderme dans le sens transversal. Ces mitoses, dont le fuseau a une semblable direction, sont surtout limitées aux régions latérales et dorsale de l'anneau hépato-pancréatique, spécialement dans le voisinage de la ligne médiane, à l'intérieur des plages épaissies indiquées précédemment (*pd*). Quelques-unes sont situées aussi au niveau même de la ligne médiane. Dans la région antérieure de la zone annulaire hépato-pancréatique, la majorité des fuseaux de division cellulaire est orientée longitudinalement. Cela correspond à une extension très considérable aux stades qui suivront, des épaississements précités h_1 et h_2 sur les parois latérales de la gouttière digestive, au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, et en même temps à une augmentation des dimensions dorso-ventrales de toute cette région. Je dois indiquer maintenant quels sont les rapports des différenciations du feuillet entodermique que je viens de décrire, avec les organes primitifs de l'embryon. Ces rapports découlent directement de la description précédente, et de la situation assignée aux différents détails de l'anneau hépato-pancréatique. En avant de l'ombilic intestinal, les ébauches des veines omphalo-mésentériques s'accolent pour donner naissance aux deux tubes endothéliaux cardiaques. Ces veines sont plus spécialement en rapport avec l'extrémité ventrale de la lèvre ombilicale, au niveau du point où l'entoderme se réfléchit sur le vitellus; les

deux rudiments veineux vitellins recouvriront donc les épaississements longitudinaux externes h_1 de la reconstruction. A cause du rapport particulier de l'entoderme avec le vitellus en ce point et de l'évolution de cette région, je propose de nommer ces épaississements latéraux h_1, *zones vitellines* ou *hépatiques* de l'anneau hépato-pancréatique.

Les zones vitellines droite et gauche présentent un certain nombre de petits reliefs, les *tubercules hépatiques* (*th*). Les épaississements latéraux internes h_2 sont plus spécialement en rapport, comme les parois latérales de l'intestin céphalique, avec la portion interne paramédiane du mésoderme; cette masse mésodermique forme, au niveau de la lèvre ombilicale antérieure, l'ébauche de la protovertèbre la plus antérieure de ce stade, ce rapport persiste pour les portions latérales de l'anneau hépato-pancréatique. Les zones épaissies *Zc*, segmentées, que j'y ai décrites, sont situées directement en dessous des protovertèbres et vont de la seconde protovertèbre jusqu'à la masse condensée qui représente l'ébauche de la protovertèbre située au côté caudal de la huitième.

En ce qui concerne la numération des protovertèbres, il paraît impossible, d'après le simple examen des graphiques, de retrouver dans les huit paires de protovertèbres actuelles celles qui répondent aux deux paires du stade précédent; l'augmentation du nombre des protovertèbres se fait par addition successive de nouvelles paires de somites en avant et en arrière de celles déjà existantes; à un stade donné, la numération des protovertèbres ne sera donc pas comparable à celle d'un embryon, à un état de développement différent.

Quoi qu'il en soit, il importe de remarquer qu'à chaque segment protovertébral correspond une zone épaissie du feuillet entodermique. Au-dessous de la seconde paire, se prolonge l'épaississement longitudinal interne h_2; aux troisième et quatrième protovertèbres correspondent quelques petits épaississements entodermiques. De la cinquième à la huitième inclusivement, se trouvent ces épaississements plus importants (*pd* I, II, III et IV) que j'ai indiqués dans la description de la reconstruction, comme devant entrer dans la constitution du pancréas

dorsal. Les incisures profondes complètes ou incomplètes qui segmentent ces épaississements, correspondent aux intervalles des protovertèbres. Il est donc permis de dire que les épaississements, qui forment des reliefs sur les portions latérales de l'anneau, présentent une segmentation comparable, plus exactement superposable, à celle du mésoderme. Au-dessous de la huitième protovertèbre, la dernière zone épaissie appartenant à cette région pancréatique est assez petite. Quant aux plages plus étendues que j'ai signalées encore plus en arrière, elles sont situées au-dessous d'une région homologue aux somites mésodermiques, et qui se transformera ultérieurement en protovertèbres. Tous ces épaississements, sous-jacents à la portion segmentaire du mésoderme, sont séparés de la face inférieure de ce feuillet par deux petits vaisseaux, les rudiments des aortes.

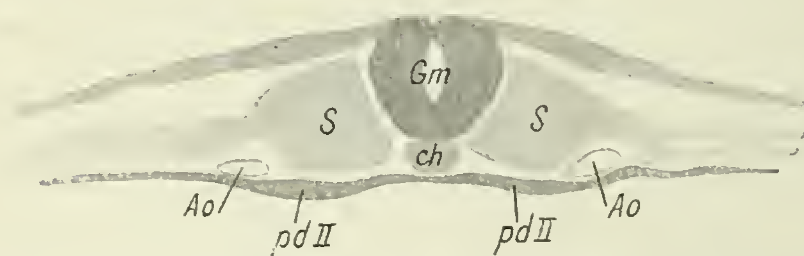


Fig. 2. — Coupe transversale d'un embryon de Canard de 8 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 2, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. Au-dessous des protovertèbres *S*. et des aortes *ao* est la section de la seconde paire de segments cœlomiques du pancréas dorsal.

L'aspect segmenté de toute cette zone latérale est encore complété par ce fait, que les mitoses paraissent surtout localisées dans des zones répondant aux protovertèbres, tandis que, dans l'intervalle de ces somites, il y en a un nombre assez restreint. D'après leur position, je propose de nommer ces épaississements au caractère segmentaire *zones protovertébrales* ou *hypocœlomiques* (*Zc*) de l'anneau hépato-pancréatique. En effet, aux stades ultérieurs quand l'embryon s'individualisera à la surface du jaune, ce ne seront plus les somites, mais la portion interne du cœlome qui sera en rapport direct avec cette région du feuillet intestinal. De cette zone hypocœlomique feront partie les épaississements longitudinaux internes h_2 et antérieurs signalés précédemment, et toute la série des épaississements segmentés qui les prolongent, dont les quatre moyens plus développés (fig. 2), *pd* I, II, III, IV, sont en rapport avec la formation du pancréas dorsal; les antérieurs et les postérieurs serviront ultérieurement à la constitution des parois de l'intestin.

La petite zone épaissie (*Hypd*), que j'ai signalée au niveau de la région médiane et dorsale de l'anneau hépato-pancréatique, est située (fig. 3) comme la crête hypocordale céphalique directement au-dessous de la corde, qui à ce stade a pris son aspect caractéristique de cylindre bien limité et légèrement aplati dorso-ventralement. Je propose de nommer cette petite plage médiane *zone hypocordale* de l'anneau hépato-pancréatique.

Il reste à caractériser au point de vue des rapports la zone épaissie transversale (*pv*), qui unit en arrière les deux zones longitudinales des parois de la gouttière hépatique. Cette région, qui donnera naissance aux ébauches pancréatiques ventrales, est recouverte par une masse mésenchymateuse aplatie mal limitée, renfermant çà et là une lumière nettement visible, et qui continue l'extrémité postérieure de l'ébauche des veines omphalo-mésentériques. Cette masse mésenchymateuse unit les deux tubes endothéliaux cardiaques aux rudiments des vaisseaux de l'aire vasculaire du blastoderme. C'est à ses dépens que se constitueront les vaisseaux veineux omphalo-mésentériques des stades plus avancés. Cette zone épaissie transversale peut porter dès ce moment le nom de *zone veineuse* de l'anneau hépato-pancréatique.

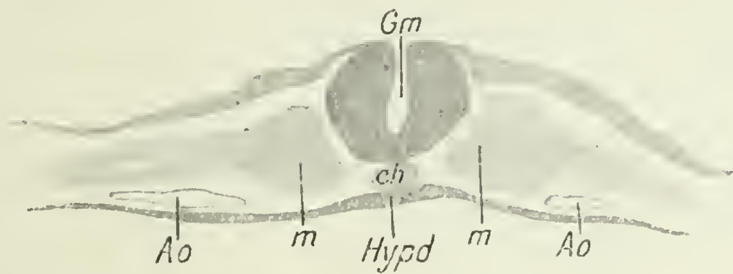


Fig. 3. — Coupe du même embryon que sur la figure 2, même grossissement ; la coupe passe par l'épaississement hypocordal *Hypd* de la partie postérieure de l'anneau hépato-pancréatique.

En résumé, d'après les rapports qu'il contracte avec les organes voisins, on peut distinguer à cet anneau une zone antérieure médiane, ventrale ou vitelline (h_1) ; c'est de là que partira le diverticule hépatique caudal ; deux zones hypocœlomiques latérales, qui à leur extrémité antérieure (h_2) donneront naissance au diverticule hépatique cranial, dans leur partie moyenne et segmentaire (*pd*) à une portion du pancréas dorsal ; une zone médiane et postérieure hypocordale (*Hypd*) qui contribuera à l'édification de l'ébauche principale du pancréas ; enfin une zone veineuse qui unit en avant la zone hypocœlomique à la zone vitelline, aux dépens de

laquelle se constitueront les ébauches pancréatiques ventrales.

A ce stade II, je dois rattacher la reconstruction d'une portion du feuillet entodermique digestif d'un embryon de 11 protovertèbres, quarante heures d'incubation (pl. XIX). Elle présente quelques légères différences avec la précédente, les épaisseurs des zones latérales de l'anneau hépato-pancréatique sont un peu plus considérables, et tandis qu'en avant sur la ligne médiane le feuillet entodermique présente une épaisseur d'environ 5 μ, à l'extrémité postérieure de la région reconstruite, il est resté mince sans aucune modification de cette faible épaisseur jusqu'à la région du bouton de Hensen.

Les zones latérales hépato-pancréatiques du stade précédent, déjà unies en avant dans le voisinage de l'*aditus anterior*, au côté dorsal de la gouttière digestive, ce qui est caractéristique d'une évolution assez avancée, sont séparées en arrière et se prolongent assez loin vers l'extrémité caudale, en dehors des limites de la reconstruction. En d'autres termes, il manque à cet embryon, pour lui constituer un anneau hépato-pancréatique, l'union de ses deux zones latérales ou hypocœlomiques au niveau d'une région hypocordale caudale et médiane. L'apparition de cette zone hypocordale est en effet plus ou moins tardive suivant les embryons, mais elle existe toujours dès le stade de quinze protovertèbres, et, comme on l'a vu plus haut, elle peut apparaître chez un embryon de huit somites mésodermiques.

Les zones latérales *Zc* de l'embryon de 11 protovertèbres que nous étudions en ce moment, présentent, comme le montre la reconstruction de la planche, un certain nombre de portions différenciées par leur épaisseur. Ces épaississements vont en diminuant d'importance à mesure qu'on se rapproche de la partie postérieure de la reconstruction. De plus, des incisures de moindre épaisseur isolent ces différentes zones, qui à part la hauteur, pourraient être comparées à de petits tubercules ; ces encoches sont complètes ou incomplètes et correspondent nettement aux intervalles des protovertèbres. Chaque plage épaissie des zones latérales est donc comme au stade précédent de nature segmentaire. La disposition des mitoses, plus encore que chez l'embryon de huit protovertèbres est caractéristique ; on ne

trouve que tout à fait exceptionnellement des divisions cellulaires dans la projection sur le feuillet entodermique, des intervalles protovertébraux. Les plages épaissies, qui dans cette reconstruction contribueront à édifier l'ébauche du futur pancréas dorsal *pd*, correspondent aux sixième, septième, huitième et neuvième paires de protovertèbres. Comme chez l'embryon précédent, on peut remarquer que les plages épaissies répondant aux trois premières de ces paires de somites, sont plus étendues que celle qui est sous-jacente aux neuvièmes protovertèbres.

Il est impossible d'admettre qu'il y ait eu un déplacement du feuillet mésodermique sur le feuillet entodermique; les plages épaissies latérales de la future ébauche pancréatique dorsale ont bien conservé leur position primitive par rapport aux protovertèbres, mais aux huit paires du stade précédent, il s'en est ajouté une en avant et deux en arrière. Les zones entodermiques en question paraissent donc avoir reculé d'un somite. (Se reporter au graphique I de la fig. 56.)

J'ai indiqué plus haut, comment on pouvait concevoir d'une façon schématique la constitution de l'intestin antérieur. Les deux reconstructions que nous venons d'étudier permettent d'arriver aussi à un schéma applicable aux très jeunes stades du développement de l'intestin moyen. Ce qui caractérise essentiellement cette région du feuillet entodermique, c'est la présence de deux zones épaissies longitudinales, situées un peu en dehors de la ligne médiane; ces zones hypocœlomiques sont très précoces et ne font que prolonger sur l'intestin moyen les processus de constitution du feuillet intestinal céphalique. Ultérieurement apparaît une crête épaissie, médiane, zone hypocordale qui chez le Canard est assez distante de l'extrémité postérieure de la crête hypocordale la plus précoce ou céphalique. Ce sont ces trois éléments principaux, zone hypocordale et zones hypocœlomiques, qui résument aux stades jeunes la constitution de la région intestinale moyenne de l'entoderme et qui, par leur accroissement successif, donneront naissance à l'intestin et à ses glandes annexes.

Stade III. — *Embryon de Canard de 21 à 22 protovertèbres. Incubation cinquante-sept heures* (pl. XX).

A ce stade la portion d'intestin contiguë à la région intestinale

moyenne, présente encore les mêmes caractères que précédemment; sa paroi dorsale a pris plus d'épaisseur, mais conserve cependant encore en certains points une minceur très prononcée. Dans la partie tout à fait antérieure de la reconstruction graphique de la planche XX, une petite portion de l'hypocorde céphalique *Hych* est reconstruite; c'est à ce stade une crête très proéminente, de peu de largeur et bien limitée sur ses côtés.

Les parois latérales de l'intestin antérieur, de même que la paroi ventrale, présentent une épaisseur assez forte.

Au niveau de l'*aditus anterior*, point de communication entre l'intestin céphalique et la gouttière intestinale, les différentes parois de l'intestin tubulé se continuent avec le feuillet entodermique de la façon suivante. La paroi ventrale se coude brusquement à angle droit, forme la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal et se réfléchit sur le vitellus.

De même que la paroi ventrale de l'intestin, cette lèvre ombilicale présente sur la ligne médiane une épaisseur assez considérable; elle se perd sur les côtés dans les parois latérales de la gouttière digestive, formant ainsi une rainure dorso-ventrale. Les lèvres de cette rainure fort étroite et qui n'est pas encore à proprement parler hépatique, se continuent sans interruption ainsi que je viens de le dire, avec celles de la gouttière intestinale et l'entoderme sus-jacent au vitellus. Le peu de largeur de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, fait qu'elle ne correspond qu'à une faible partie de la paroi ventrale de l'intestin céphalique; les épaississements de cette paroi, ainsi que ceux des parois latérales, se retrouveront donc sur les faces latérales de la région craniale de la gouttière digestive. Ces différents épaississements constituent la partie antérieure d'une zone épaissie annulaire hépato-pancréatique, analogue à celle du stade précédent et que nous allons décrire en détail.

Tout d'abord, il faut remarquer que, immédiatement en arrière de la paroi dorsale de l'intestin céphalique, le feuillet entodermique, qui revêt sur la ligne médiane la gouttière digestive, est resté très mince : moins de 5 μ. L'anneau hépato-pancréatique est formé de plages dont l'épaisseur varie d'environ 5 μ à 30 μ en certains points. Je vais d'abord décrire les limites

périphériques de la zone de 5 μ, puis indiquer quelles sont les régions différenciées par leur épaisseur sur cette zone.

C'est elle qui constitue à proprement parler l'anneau hépato-pancréatique. On peut lui considérer deux régions médianes; l'une ventrale ou craniale est marquée par la présence de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, l'autre dorsale ou caudale est située assez en arrière sur la paroi de la gouttière digestive; elle présente à cet endroit une extension très considérable dans le sens antéro-postérieur et s'étend de la dixième protovertèbre jusqu'au niveau de la vingt et unième. Elle n'est guère plus étalée dans le sens transversal qu'au stade précédent. Il est facile de reconnaître les différents détails, qu'on y a rencontrés chez l'embryon de huit protovertèbres, mais pourtant ici avec quelques différences. La lèvre ombilicale antérieure proprement dite très étroite, mais très épaisse, appartient par son extrémité ventrale, à ce que j'ai nommé région vitelline de l'anneau hépato-pancréatique. Cette lèvre ombilicale, qui est presque une véritable arête, n'est reconstruite que partiellement sur le graphique de la planche XX. Immédiatement en arrière d'elle, l'anneau hépato-pancréatique présente de chaque côté une série d'épaississements, dans lesquels j'avais distingué deux portions longitudinales h_1, h_2, réunies en arrière par une transversale pv. On se rappelle que précédemment l'épaississement longitudinal interne h_2, c'est-à-dire le plus rapproché de la ligne médiane sur la reconstruction, en réalité dorsal par rapport à l'autre h_1, et appartenant aux zones hypocœlomiques, continuait directement les épaississements des parois latérales de l'intestin céphalique. C'est ce qui a lieu encore chez l'embryon de vingt-deux protovertèbres, mais seulement à droite. De ce côté, l'épaississement longitudinal interne, assez peu accentué, est formé d'un certain nombre de petits bourgeons, qui se dirigent obliquement en arrière et en dehors sur la reconstruction, du côté latéro-ventral en réalité. L'épaississement longitudinal externe ou ventral h_1, fortement accentué et qui fait partie de la zone vitelline ou hépatique, diffère également du précédent par son orientation, il est oblique d'avant en arrière et de dehors en dedans ou ventro-dorsalement. Cette orientation des deux épaississements longitudi-

naux du côté droit fait que, à peu de distance de l'*aditus anterior*, ils se rencontrent en un point où l'anneau hépato-pancréatique présente un épaississement *pv*, assez étalé dans le sens transversal et dans lequel on peut reconnaître la zone épaissie transversale du stade précédent. En arrière de cette zone où se développera ultérieurement le pancréas ventral, la zone latérale droite de l'anneau hépato-pancréatique présente une épaisseur assez forte : environ 10 μ. On y remarque aussi une plage arrondie bien limitée, atteignant 20 μ en un certain point et qui forme un véritable petit tubercule.

Le côté gauche diffère essentiellement du côté droit au niveau de cette même région, en ce que l'épaississement hypocœlomique longitudinal h_2, interne ou dorsal, continu au stade précédent avec la paroi latérale de l'intestin céphalique, en est séparé désormais par une zone étroite de moindre épaisseur. Par contre, les deux épaississements longitudinaux sont plus ou moins confondus au niveau de la rainure médiane de la lèvre antérieure ombilicale, ils ne s'isolent l'un de l'autre qu'un peu en avant de la zone épaissie transversale. L'épaississement hépatique longitudinal externe ou ventral h_1 est plus accentué que le dorsal; il fait saillie en deux tubercules assez accentués et bien limités. Ce sont les tubercules hépatiques *th* déjà visibles sur la reconstruction de la planche XVIII (stade II).

La zone épaissie transversale ou région veineuse *pv*, comme je l'ai appelée précédemment, est assez largement étalée. Du côté interne, elle présente un petit tubercule d'environ 25 μ d'épaisseur. En arrière d'elle et sur les zones latérales de l'anneau hépato-pancréatique, se rencontrent trois petits tubercules plus ou moins unis entre eux par leur base, et avec la zone transversale. Tout ce qui se trouve en arrière d'un plan qui passerait par ces tubercules et leur homologue du côté opposé peut être considéré comme faisant partie désormais de la portion moyenne et postérieure de l'anneau hépato-pancréatique. La fusion entre les zones latérales du stade précédent s'est en effet accentuée. La portion moyenne de l'anneau s'est allongée d'autant, indépendamment de son accroissement propre, qui n'est qu'une manifestation locale du développement en longueur du

feuillet intestinal. Malgré cette apparence d'unité et connaissant son origine, on peut la diviser en deux régions : une région antérieure assez étendue en largeur, d'une épaisseur d'environ 10 μ, qui passe sous la ligne médiane et proémine de chaque côté en de petits tubercules hauts d'environ 15 μ (*pd*). Cette région résulte de la fusion sur la ligne médiane des zones hypocœlomiques *Zc* du stade précédent, dans leur portion plus spécialement en rapport avec la future ébauche pancréatique dorsale. Les petits tubercules, dont deux sont en partie confluents à gauche, représentent les trois épaississements segmentaires les mieux marqués (*pd* I, II et III) des embryons de huit et de onze protovertèbres; quant au petit épaississement caudal peu marqué de ces stades, il s'est transformé sur cette reconstruction en une plage d'épaisseur uniforme (*pd* IV), située en arrière des tubercules précités. L'autre région différenciée de la portion médiane et dorsale de l'anneau hépato-pancréatique se prolonge fort loin en arrière; elle est essentiellement constituée par quatre petits tubercules de faible épaisseur (*Hypd* I, II, III et IV), (de 10 à 15 μ), étendus surtout dans le sens longitudinal et très étroits dans le sens transversal. Ces tubercules sont les dérivés directs de la région hypocordale hépato-pancréatique de l'embryon de huit protovertèbres, ils méritent le nom de *tubercules hypocordaux*.

La répartition des divisions cellulaires dans cet embryon est indiquée par la reconstruction graphique. Elles sont relativement peu nombreuses. La majorité comme on le voit est transversale. La plupart sont situées dans les épaississements des parois latérales et antérieures de la gouttière digestive et ont sans doute pour résultat d'accroître la hauteur de cette gouttière.

Avant d'examiner à ce stade la constitution et les rapports des différentes portions de l'anneau hépato-pancréatique, je dois d'abord attirer l'attention sur les rapports de cette zone annulaire avec les protovertèbres.

Au stade de huit protovertèbres, le plan de l'*aditus anterior* et de la lèvre ombilicale antérieure passait en avant de la première protovertèbre. A ce stade il passe par la partie postérieure de la cinquième protovertèbre. D'autre part, les tubercules segmentaires de la région hypocœlomique du pancréas dorsal

sont sous-jacents à ce stade, aux dixième, onzième, douzième et treizième paires de protovertèbres.

Ces différentes régions ont donc conservé une même position relativement l'une à l'autre; un intervalle de quatre protovertèbres sépare encore l'*aditus anterior* et la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal de l'extrémité antérieure de la future ébauche pancréatique dorsale. En ce qui concerne la portion hypocœlomique de cette dernière, sa nature segmentaire est moins nette qu'aux stades précédents, comme on peut le constater en examinant la reconstruction de la planche XX, mais néanmoins, ainsi que je l'ai dit plus haut, sa longueur correspond toujours à quatre protovertèbres.

En ce qui concerne les quatre tubercules de la région hypocordale *Hypd* de la future ébauche pancréatique dorsale, à première vue ils sont aussi d'apparence segmentaire. Le premier et le second, en commençant par l'extrémité craniale, répondent aux quinzièmes et seizièmes protovertèbres, le troisième plus allongé correspond à deux segments mésodermiques, les dix-septièmes et dix-huitièmes. Le quatrième tubercule est situé dans la zone de projection de la dix-neuvième paire de somites. Les tubercules de la région hypocordale sont donc situés à ce stade sur le territoire de cinq segments mésodermiques. A part cette différence avec les tubercules segmentaires de la partie hypocœlomique du pancréas dorsal qui ont la valeur de quatre segments, il est nécessaire de faire remarquer, dès à présent, que ces tubercules hypocordaux sont en nombre égal aux paires de tubercules de la région hypocœlomique du pancréas dorsal.

L'examen des coupes va nous renseigner en même temps sur la constitution et les rapports des formations reconstruites graphiquement.

Je n'insisterai point sur la structure de l'extrémité postérieure de l'intestin céphalique *Ic* dont j'ai déjà parlé plus haut; à ce niveau (fig. 4), sur sa paroi dorsale, reposent les deux aortes dans l'interstice desquelles se dresse une petite crête hypocordale. Ses parois latérales sont immédiatement en contact avec la paroi du cœlome, qui est fort épaisse et constituée par plusieurs assises cellulaires. Ventralement, il est appliqué sur la face dor-

sale d'un gros tronc veineux *Sr*, qui se continue avec l'ébauche du cœur, le *sinus reuniens*. Immédiatement en arrière du point où les deux veines vitellines ou omphalo-mésentériques se réunissent, en se jetant dans le *sinus reuniens*, la lumière de l'intestin céphalique s'ouvre sur le vitellus. Un des plans de section a passé (fig. 5) par l'arête que forme l'extrémité craniale

Fig. 4 à 12. — Coupes transversales d'un embryon de Canard de 21 à 22 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4. Vérick, obj. 0, tirage, chambre claire). Réduction 1/5.

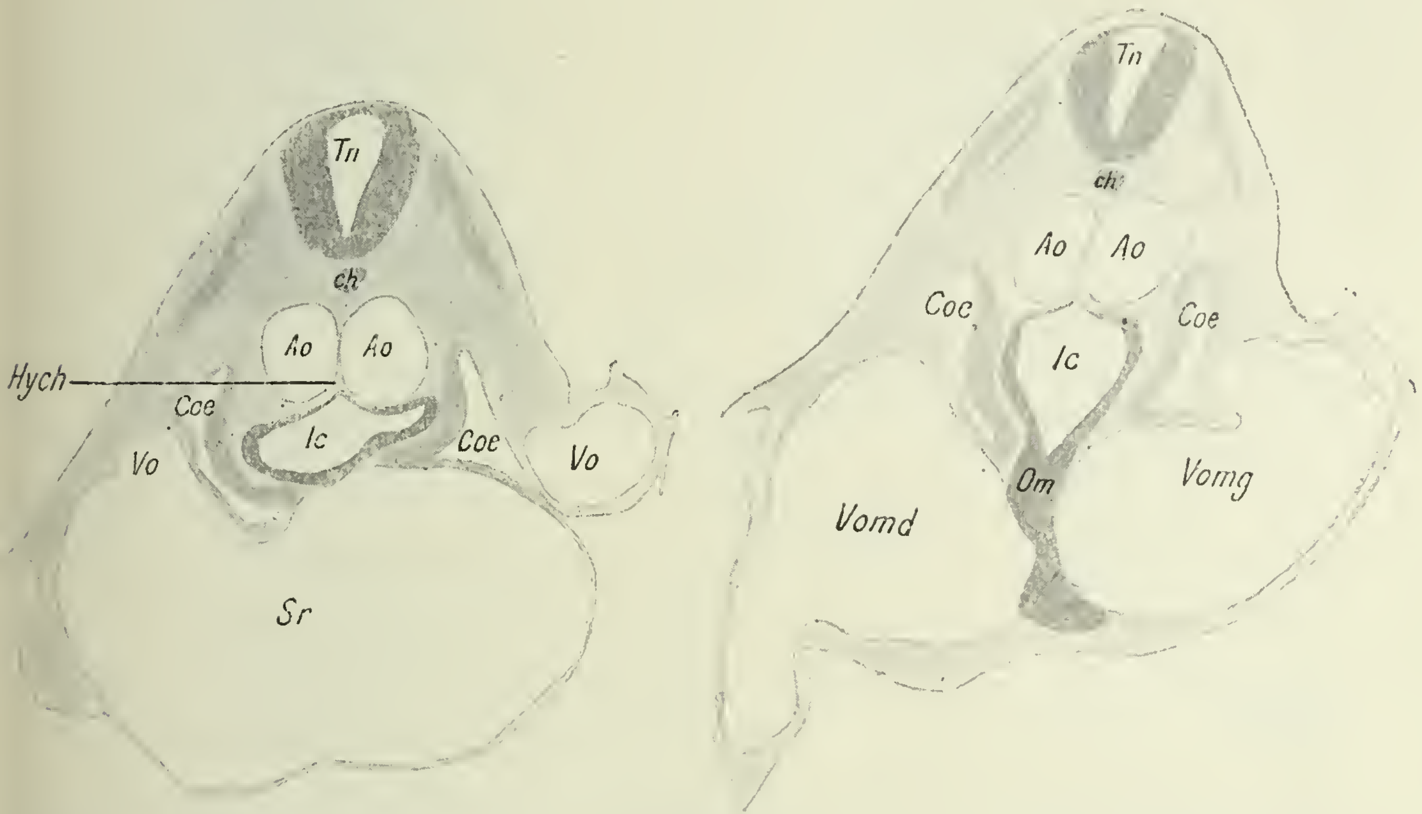


Fig. 4. — La coupe intéresse l'extrémité caudale de l'intestin céphalique *Ic*. Sur sa paroi dorsale une légère crête hypocordale *Hych*, à sa paroi ventrale le sinus reuniens *Sr*.

Fig. 5. — La section transversale a atteint la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal *om*.

de la gouttière digestive, au niveau de la lèvre ombilicale antérieure, dont on peut apprécier l'épaisseur sur la ligne médiane; en arrière de cette coupe, c'est la gouttière intestinale qui est intéressée (fig. 6). On peut juger par l'examen des trois premières coupes figurées, comment les parois latérales de l'intestin céphalique se prolongent sur la lèvre antérieure ombilicale, puis sur les parois de la gouttière digestive.

La troisième coupe représentée (fig. 6) passe par les épaississements longitudinaux des parois latérales et antérieures de la gouttière intestinale. En comparant cette coupe à la reconstruction de la planche XX, on voit que dans cette région, la partie médiane du feuillet entodermique est restée très mince et se

trouve directement en contact avec les aortes. Les parois latérales et épaisses de la gouttière digestive appartiennent à l'anneau hépato-pancréatique. Du côté gauche, par rapport au plan de symétrie de l'embryon, une région de moindre épaisseur forme une séparation entre un épaississement, situé dans l'interstice entre l'aorte gauche et la paroi du cœlome, et un autre épaississement, en partie recouvert par le cœlome, en partie par la veine omphalo-mésentérique gauche. C'est l'épaississement longitudinal interne ou dorsal (h_2) de la reconstruction graphique. Un peu plus loin, entièrement recouverte par le vaisseau veineux vitellin gauche, se trouve la section de l'épaississement latéral externe ou ventral (h_1).

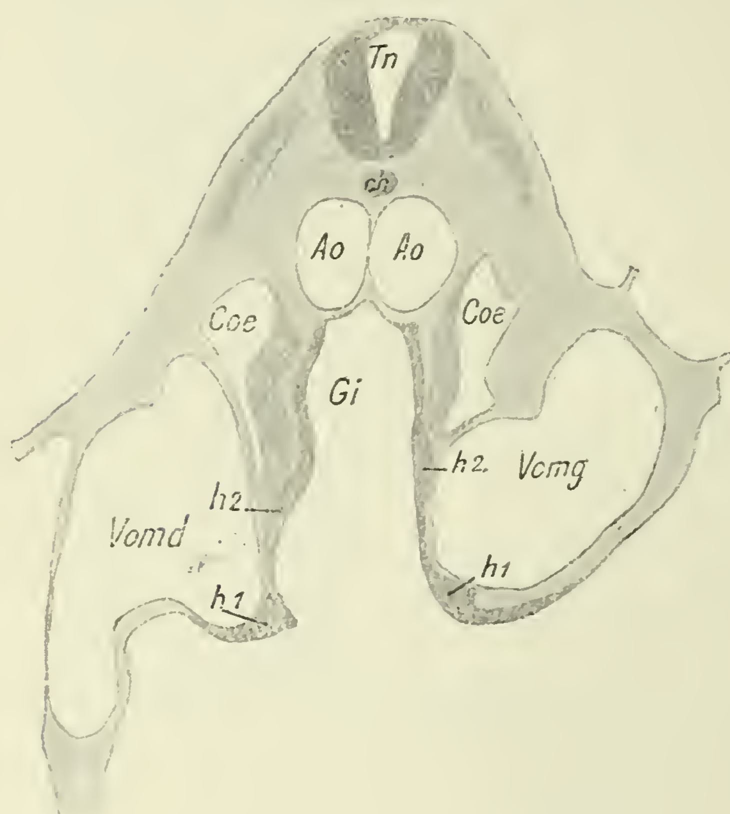


Fig. 6. — Coupe passant par l'extrémité craniale de la gouttière intestinale *Gi*. Sur les parois latérales de cette formation se remarquent les épaississements h_1 de la zone hypocœlomique et h_2 de la zone vitelline signalés dans le texte.

Du côté droit, il n'y a pas de limites entre la région des parois de la gouttière digestive qui prolonge les parois latérales de l'intestin céphalique et la coupe du premier épaississement longitudinal (h_2). Cet épaississement du côté droit est presque uniquement en rapport avec la paroi du cœlome, ce n'est que par une faible partie qu'il se trouve en contact avec la veine omphalo-mésentérique droite (*Vomd*).

Par contre, cette veine recouvre complètement la section de l'épaississement longitudinal externe ou ventral. Comme on l'a vu au stade II, une distinction dans la dénomination de ces deux épaississements longitudinaux est justifiée; j'ai dit que l'interne ou dorsal appartenait à la région hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique; le ventral est situé sur la région vitelline de ce même anneau. C'est en effet à son niveau que l'entoderme

des parois de la gouttière digestive s'étale sur le vitellus. A quelques coupes plus loin (fig. 7), on atteint la zone épaissie transversale qui unit les deux épaississements précités (h_1 et h_2). Du côté gauche (comparer aussi avec la coupe de la figure 7 le graphique de la planche XX), la zone épaissie transversale, *pv*, ou région veineuse de l'épaississement hépato-pancréatique, est assez étalée en largeur, recouverte par la veine vitelline gauche

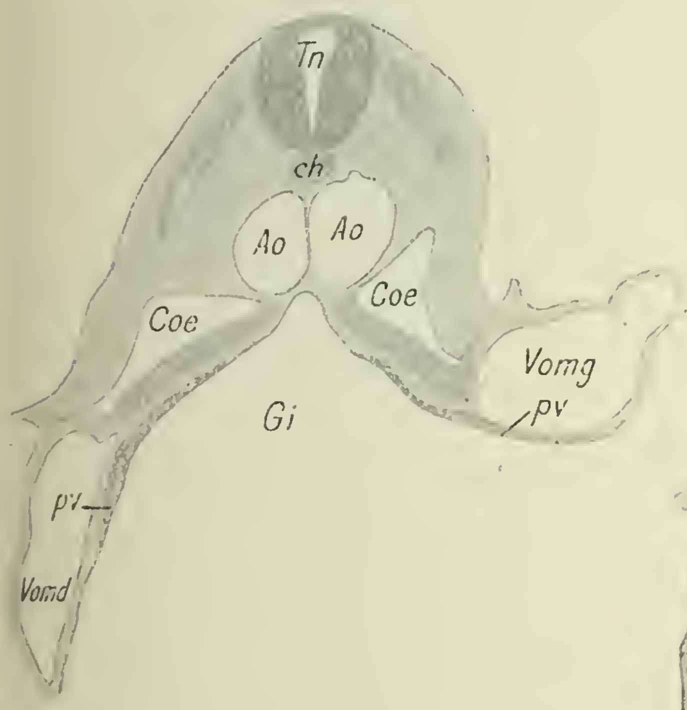


Fig. 7. — Section intéressant les zones veineuses ou pancréatiques ventrales *pv*, qui unissent à leur extrémité caudale les deux épaississements longitudinaux h_1 et h_2 de la coupe précédente.

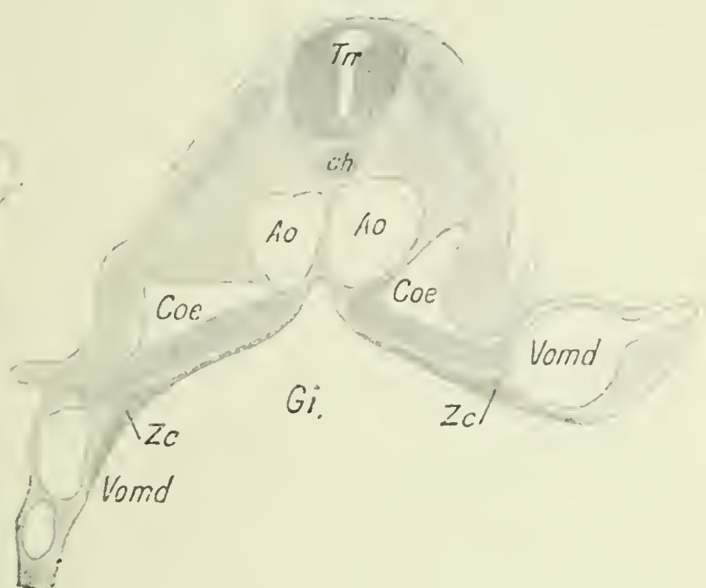


Fig. 8. — Coupe passant par les zones purement hypocœlomiques *Zc* de l'anneau hépato-pancréatique.

et d'une épaisseur assez peu considérable, sauf en un point situé à l'intersection du cœlome et de la paroi veineuse. Du côté droit, cette région, où naîtra plus tard le pancréas ventral, est moins caractérisée qu'à gauche; c'est, comme on le voit sur la coupe, une région assez épaisse de la paroi intestinale, qui se trouve recouverte en parties égales par la paroi du cœlome et l'endothélium de la veine omphalo-mésentérique droite. La coupe de la figure 8 est destinée à montrer quel est l'aspect et quels sont les rapports de ces épaississements en forme de tubercules *Zc* qui font suite à la région veineuse du côté caudal; ils appartiennent plus spécialement à la région hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique et sont recouverts à droite, par la paroi du cœlome et, à gauche, font saillie dans l'intestin, entre cette paroi et celle de la veine vitelline.

Comme on peut facilement le supposer d'après l'examen de

la reconstruction graphique, la principale caractéristique des coupes que nous allons rencontrer maintenant, c'est que les épaississements du feuillet entodermique ne seront pas séparés sur la ligne médiane par une zone très mince d'épithélium, mais s'uniront au contraire sous les deux aortes; en d'autres termes, l'anneau hépato-pancréatique se ferme sur la ligne médiane.



Fig. 9 et 10. — Coupes atteignant les épaississements segmentaires et hypocœlomiques de l'ébauche pancréatique dorsale (*pd* I et *pd* IV).

Malgré cela, le maximum d'épaisseur de l'entoderme est encore situé au niveau de la figure 9 sur les côtés, au-dessous des parois de la cavité cœlomique. La coupe a passé ici par les premiers tubercules segmentaires *pd* I de la région hypocœlomique du futur pancréas dorsal. Un peu plus en arrière, l'épaisseur du feuillet en question est égale sur la ligne médiane et sur



Fig. 11 et 12. — Coupes passant par les tubercules hypocordaux *Hypd* I et III de la même ébauche.

les côtés (fig. 10), on se trouve alors dans cette région du futur pancréas dorsal *pd* IV, qui ne présente pas de tubercules segmentaires (voir la reconstruction). Enfin, plus en arrière, on atteint les tubercules hypocordaux.

Le premier d'entre eux (*Hypd* I, fig. 11 et pl. XX) est déjà en partie recouvert par les aortes; les suivants (fig. 12, *Hypd* III) sans être complètement en contact avec la corde, sont plus spécialement en rapport avec l'interstice sous-cordal, que forme un léger écartement des deux vaisseaux aortiques.

En somme, on retrouve à ce stade les dispositions principales qu'offrait la zone annulaire hépato-pancréatique de l'embryon de huit protovertèbres. La région qui s'est le plus modifiée est celle qui est située sur la ligne médiane, à la partie postérieure de l'anneau; tandis qu'elle n'était qu'ébauchée au stade II, à ce moment elle s'est différenciée sous forme de quatre tubercules hypocordaux à disposition segmentaire, que nous allons retrouver invariablement dans les stades qui vont suivre.

Stade IV. — *Embryon de Canard de 28 à 29 paires de protovertèbres*[1]. *Incubation cinquante-sept heures.* Planche XXI.

Chez cet embryon, la zone annulaire hépato-pancréatique s'est profondément modifiée, mais il est encore possible d'en reconnaître les traits généraux.

Les principales causes de ces modifications sont l'individualisation plus ou moins marquée des différentes ébauches de la région et les modifications du feuillet entodermique, au niveau de la gouttière digestive, en rapport avec la formation du tube intestinal.

Je décrirai d'abord la reconstruction graphique de la région hépato-pancréatique de cet embryon, puis la reconstruction plastique de la même région.

La reconstruction graphique d'épaisseur de la planche XXI débute en avant, au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, pour se terminer du côté caudal assez loin en arrière du pancréas dorsal, dans la région intestinale moyenne, proprement dite.

Sur les parois latérales et antérieures de la gouttière digestive, on retrouve les épaississements longitudinaux des stades précédents. L'externe ou ventral h_1, plus marqué du côté droit que du côté gauche, prolonge en arrière la base d'un diverticule, qui n'est pas représenté sur le graphique et qui est le diverticule hépatique ventral ou caudal. Indépendamment de sa plus grande épaisseur du côté droit, cet épaississement longitudinal est aussi plus étalé de ce côté dans sa partie antérieure, tandis qu'en arrière, il devient mince et se perd dans une région que je

1. Comptées sur les coupes et non d'après l'examen *in toto* qui n'en indiquait que 22 à 23.

décrirai dans un instant. A gauche, il présente un certain nombre de petits tubercules, les tubercules hépatiques *th*, comme au stade II.

L'épaississement longitudinal interne ou dorsal h_2 présente des dispositions variables suivant qu'on le considère du côté droit ou du côté gauche. Des deux côtés, il est du reste parfaitement distinct de l'épaississement longitudinal ventral. A gauche, il est séparé de cette zone épaissie qui prolonge en arrière les parois latérales de l'intestin céphalique, par une ligne de moindre épaisseur; à droite au contraire, il n'est pas distinct de cette zone. On remarquera seulement à ce niveau une extension assez considérable des épaississements hypocœlomiques de la région dans le sens transversal.

A ce stade comme aux précédents, on retrouve plus ou moins marquée une zone épaissie transversale *pv*, qui unit à leur extrémité caudale les deux épaississements longitudinaux précités. Cette zone qui répond à la région veineuse de l'anneau hépato-pancréatique, est très bien limitée à gauche, moins marquée à droite. Du côté gauche, c'est une bande étroite et transversale épaisse d'environ 20 μ; un peu en arrière de cette zone nettement délimitée, on trouve des épaississements assez accentués *pv'* situés au côté externe des épaississements longitudinaux de la région cœlomique, et qui appartiennent comme les premiers (*pv*) à la région veineuse de l'anneau hépato-pancréatique. Ces épaississements en question n'existaient pas au stade précédent, mais sont comparables à de petits tubercules (*pv'*), qui se trouvaient chez l'embryon de huit paires de protovertèbres, en arrière de la zone épaissie transversale ou veineuse du côté gauche (pl. XVIII).

L'épaississement transversal, qui unit du côté droit les deux zones épaissies longitudinales, se compose aussi d'une partie principale (*pv*), la plus antérieure et la mieux délimitée, épaisse d'environ 15 μ, et d'une portion accessoire (*pv'*) située en arrière, moins bien définie, mais de même épaisseur.

Les zones latérales ou hypocœlomiques (*Zc*) de l'anneau hépato-pancréatique ont pris une très grande importance à ce stade, au point de vue de l'épaisseur. Dans leur portion anté-

rieure, elles contractent des rapports variables suivant le côté avec les épaississements longitudinaux internes ou ventraux (h_1) des parois de la gouttière intestinale. A gauche, comme on l'a vu, l'épaississement dorsal (h_2) qui donnera naissance au diverticule hépatique cranial, s'est détaché de la zone hypocœlomique et la sépare de la zone vitelline h_1. A droite, l'épaississement en question (h_2) ne s'est pas isolé de la zone hypocœlomique. Ces dernières zones de l'anneau hépato-pancréatique ont une épaisseur qui atteint 30 μ ; mais cette dimension varie d'un point à un autre et ces deux régions longitudinales peuvent être décomposées en un certain nombre de tubercules épais, et plus étalés dans le sens antéro-postérieur que dans le sens transversal.

Les zones épaissies transversales ou veineuses (*pv* et *pv'*) viennent, du côté gauche aussi bien que du côté droit, se fusionner par leur extrémité interne avec les zones hypocœlomiques.

L'ébauche du pancréas dorsal prend sur cette reconstruction une unité plus évidente. Cette individualisation est la conséquence du rapprochement des divers rudiments, qui indiquaient sa place aux stades précédents. On se rappelle qu'on y pouvait distinguer deux régions principales, l'une, paire, appartenant à la zone hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique, était formée de deux rangées bilatérales de quatre tubercules segmentaires, dont les limites correspondaient à celles de quatre segments protovertébraux. L'autre région était constituée par quatre petits tubercules médians, hypocordaux par leur situation.

Ces deux parties principales sont nettement visibles sur la reconstruction de la planche XXI (*pd* I, II, III et IV, *Hypd* I, II, III et IV).

La série des tubercules segmentaires du côté droit a pris une épaisseur très considérable, surtout en ce qui concerne les trois tubercules postérieurs, qui atteignent jusqu'à 25 μ d'épaisseur. Le premier tubercule au contraire est peu accentué, assez mal limité, n'atteignant que 20 μ d'épaisseur et se raccordant insensiblement aux épaississements de la zone latérale droite de l'anneau hépato-pancréatique, que j'ai signalés plus haut. La série

des tubercules segmentaires du côté gauche s'est rapprochée légèrement de celle du côté droit et se trouve ainsi située presque sous la ligne médiane. Les quatre tubercules y sont mal distincts les uns des autres, le premier est moins élevé que les autres qui atteignent 35 μ d'épaisseur.

Par suite du rapprochement qui s'est effectué entre les deux séries de ces tubercules segmentaires, les tubercules du côté gauche ne prolongent plus directement en arrière, les épaississements non pancréatiques des zones latérales de l'anneau hépato-pancréatique. Par contre, ils sont situés sur une ligne cranio-caudale qui passerait par les tubercules hypocordaux.

Ces derniers, toujours au nombre de quatre, sont assez rapprochés les uns des autres et beaucoup moins distants des tubercules segmentaires qu'au stade précédent. Il y a eu un véritable rapprochement entre ces deux principales régions de la future ébauche pancréatique dorsale. Sur les côtés de l'anneau hépato-pancréatique encore nettement reconnaissable à ce stade, les parois de la gouttière digestive ont pris désormais une épaisseur plus considérable. Mais la limite entre cette zone différenciée et l'entoderme qui recouvre le vitellus est assez nettement indiquée par deux lignes longitudinales, à peu près parallèles, dans le voisinage de la future ébauche du pancréas dorsal, qui s'écartent l'une de l'autre au niveau de la gouttière hépatique, et se rapprochent légèrement à la partie postérieure de la reconstruction. Ces deux lignes indiquent approximativement dès ce stade, le lieu de soudure de la gouttière digestive, lorsqu'elle se transformera en tube intestinal. On voit que ces limites passent en dehors des épaississements longitudinaux externes des parois latérales et antérieures de la gouttière digestive, de chaque côté de la lèvre ombilicale antérieure; toute cette région sera donc incluse dans le tube digestif. L'intestin moyen, par contre, présentera longtemps à ce niveau un calibre supérieur à celui qu'il possède plus en arrière. Indépendamment de cet épaississement général de toute la région du feuillet entodermique qui se transformera en tube intestinal, on remarque çà et là des épaississements peu accentués, les uns (x) situés sur les côtés du futur pancréas dorsal, serviront à la formation du tube digestif

proprement dit, dans toute cette région, lorsque l'ébauche pancréatique dorsale sera pédiculisée et séparée de l'intestin. De plus, en arrière de cette ébauche dans la portion de feuillet intestinal moyen reconstruit, on voit que l'épaisseur de ce feuillet n'est pas uniforme; mais, de même que la zone annulaire hépato-pancréatique, la région intestinale proprement dite de l'entoderme s'accroît par une série de petits bourgeons x', irrégulièrement disposés et situés plus fréquemment sur les côtés que sur la ligne médiane.

En ce qui concerne la répartition des mitoses, un fait frappe dès l'examen de la reconstruction graphique; les divisions cellulaires sont surtout localisées au niveau des points les plus épais du feuillet intestinal. Les unes appartiennent ainsi à la région vitelline de l'anneau hépato-pancréatique (h_1), celles-ci sont pour la plupart transversales. Quelques divisions cellulaires à direction identique sont localisées à la région veineuse ou pancréatique ventrale. Les autres, qui font partie des zones latérales ou hypocœlomiques (h_2 et Zc) de l'anneau hépato-pancréatique, ont un axe de fuseau aussi bien crànio-caudal que transversal. Dans la portion de la zone hypocœlomique *pd*, qui contribuera à édifier le pancréas dorsal, ainsi que dans la zone hypocordale pancréatique *Hypd*, se trouvent un très grand nombre de mitoses à direction transversale. Le résultat de ces abondantes divisions cellulaires sera d'augmenter dans le sens bilatéral la surface du feuillet entodermique dans toute la région pancréatique, et peut-être aussi en même temps son épaisseur. Mais le principal effet de ce processus de multiplication, est la constitution d'une *gouttière pancréatique dorsale* aux dépens de la gouttière digestive primitive.

Un certain nombre d'autres divisions cellulaires sont réparties dans le feuillet entodermique, au niveau des points où il contribuera à édifier le tube digestif définitif. Ces mitoses sont surtout nombreuses dans la région postérieure de la reconstruction et à gauche de la ligne médiane. Elles semblent être également groupées d'une façon segmentaire; mais chaque groupe de divisions cellulaires correspondrait à peu près à un intervalle protovertébral, tandis que, dans la région pancréatique dorsale, les

divisions cellulaires sont presque exclusivement localisées dans les espaces de projection des segments mésodermiques. Leur segmentation, comme celle des épaississements de la région, est encore superposable à celle du feuillet moyen.

La portion hypocœlomique du pancréas dorsal répond comme précédemment à quatre paires de protovertèbres, les douzième, treizième, quatorzième et quinzième.

Les tubercules de la portion hypocordale qui s'est rapprochée de la précédente, ne présentent pas d'arrangement segmentaire correspondant à celui des somites; les deux premiers se trouvent au-dessous de la seizième paire de somites et les deux postérieurs sont au niveau de la dix-septième. Le plan qui passerait par la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal toucherait la partie postérieure des septièmes protovertèbres, ou d'une façon plus approximative, tomberait dans l'intervalle de la septième et de la huitième paire. A ce stade encore, la longueur de quatre segments protovertébraux sépare donc l'extrémité antérieure du pancréas dorsal de la lèvre antérieure ombilicale.

En ce qui concerne l'épaississement transversal ou pancréatique ventral des parois de la gouttière digestive *pv*, on peut remarquer à ce moment qu'il est bien individualisé, surtout à gauche; il répond par sa partie principale (*pv*) et sa portion accessoire (*pv'*) également du côté droit, à la neuvième paire de protovertèbres. Il se trouve donc séparé de la lèvre ombilicale par l'épaisseur d'un segment; c'est ce qu'on peut remarquer aussi sur les reconstructions précédentes (pl. XVIII et XX).

Les coupes de l'embryon qui m'ont servi à exécuter la reconstruction graphique de la planche XXI, m'ont permis de reconstruire plastiquement la région hépato-pancréatique. Dans la description du moule obtenu, je me guiderai sur les indications que donnent l'étude des divers graphiques précédents.

Dans la région craniale de la reconstruction plastique (voir pl. XXIV, fig. 1), une portion de l'intestin céphalique *Ic* est figurée; c'est un tube assez étroit, de section losangique, qui présente ainsi quatre faces et quatre bords ou arêtes. Dans la portion reconstruite, la face dorsale droite n'est intéressée que dans une faible étendue; limitée par l'arête dorsale et

médiane et l'arête latérale droite, qui vient se terminer insensiblement sur la première, elle affecte la forme d'un triangle. La face dorsale gauche, au contraire, se continue sans ligne de transition sur les parois de la gouttière digestive. Des deux faces ventrales, la droite est la plus large ; elles se continuent toutes deux, sans aucune limite avec les parois latérales de la gouttière hépatique.

Des quatre bords de l'intestin céphalique, l'arête dorsale se prolonge dans la crête médiane, que forment en s'unissant les deux versants de la gouttière digestive. L'arête latérale droite se perd, comme je l'ai dit, sur le bord médian, à peu près au niveau du bord antérieur de l'ombilic intestinal. L'arête latérale gauche paraît se continuer sur les parois de la gouttière digestive, en y formant un relief qui sera décrit plus loin. L'arête ventrale passe de l'intestin antérieur sur la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal. Si l'on examine la reconstruction par côté, de profil, il est facile de voir que le tube intestinal déjà formé dans la région céphalique se continue avec la gouttière digestive, d'une façon presque insensible et sans limite précise.

L'orifice de cet intestin antérieur, ou *aditus anterior*, est très allongé dans le sens cranio-caudal, très étroit au contraire dans le sens transversal. Il est situé à la partie craniale et dorsale de la gouttière digestive. Les limites de cette gouttière bien définies en avant, le sont mal en arrière; le feuillet entodermique, en effet, très fortement plissé immédiatement en arrière et au-dessous de l'*aditus anterior*, s'aplanit en s'éloignant de ce point vers l'extrémité caudale et tend à s'étaler complètement sur le vitellus.

La gouttière digestive très accentuée en avant de la région intestinale moyenne, y est nettement limitée par l'orifice postérieur de l'intestin céphalique ou *aditus anterior*, et par la réflexion de la paroi, ou plutôt de l'arête ventrale de l'intestin céphalique, qui donne naissance à la lèvre ombilicale antérieure *omb*. A un autre point de vue, on peut considérer cette lèvre étroite et tranchante comme résultant de la réunion du côté cranial, et à angle aigu, des parois de la gouttière digestive. Ainsi est formée, en avant de cette gouttière, une sorte de

rainure très étroite, saillant en un éperon contre l'extrémité caudale du sinus veineux. C'est exactement le fond de cette rainure qui servira de base à l'ébauche hépatique proprement dite. A son extrémité ventrale, elle passe sur le vitellus en même temps que les parois de la gouttière digestive.

C'est en ce point que j'ai décrit plus haut la région vitelline de la zone annulaire épaissie hépato-pancréatique. Au stade où nous en sommes arrivés, s'est constitué à ce niveau un diverticule qui appartient à l'ébauche du foie, c'est le diverticule hépatique ventral ou caudal (h_1), qui sera décrit en détails ultérieurement. Du côté gauche, la base de ce diverticule se perd sans transition bien marquée dans la paroi latérale de la gouttière digestive; on remarque seulement en ce point deux ou trois petites éminences arrondies, rangées dans le sens cranio-caudal et qui correspondent aux tubercules hépatiques de l'épaississement longitudinal externe ou ventral (h_1) de la reconstruction graphique du même embryon (pl. XXI). Du côté droit, on aperçoit une crête assez mal limitée, oblique, à direction cranio-caudale et ventro-dorsale, qui part du diverticule hépatique ventral et se prolonge sur les parois de la gouttière digestive. Cette crête répond dans sa région antérieure à l'épaississement longitudinal (h_1) externe et ventral droit de la reconstruction graphique; plus en arrière, elle ne provient plus d'un épaississement de l'entoderme, mais seulement d'un pli de ce feuillet; on verra ultérieurement qu'elle répond en ce point à l'interstice entre deux branches afférentes de la veine omphalo-mésentérique droite.

Les zones épaissies transversales de la région veineuse hépato-pancréatique sont pour ainsi dire tout à fait invisibles sur le moule. Du côté droit seulement, on remarque un petit tubercule (pv) qui occupe une position correspondante à celle indiquée par la reconstruction graphique. Les zones latérales ou hypocœlomiques de l'anneau hépato-pancréatique sont par contre très nettement indiquées sur la reconstruction plastique. Elles font saillie à droite et à gauche sous forme de bourrelets longitudinaux plus ou moins nets, suivant le point considéré. Je décrirai dans ces bourrelets, comme dans les épaississements de

la zone annulaire hépato-pancréatique, deux portions : l'une antérieure, qui se continuait aux stades les plus jeunes avec les épaississements des parois latérales de l'intestin céphalique; l'autre appartenant en propre à l'ébauche pancréatique dorsale. On a vu également que, chez l'embryon du stade IV, l'épaississement longitudinal interne ou dorsal des parois de la région antérieure de la gouttière digestive n'était pas distinct de la zone hypocœlomique proprement dite. Ce fait se manifeste sur le moule plastique de la façon suivante.

Le bourrelet longitudinal (*Zc*) de la paroi droite de la gouttière digestive vient se terminer en avant au niveau de l'extrémité dorsale de la crête formée par la lèvre ombilicale (h_2); c'est en ce point que, plus tard, on verra se développer le deuxième diverticule de l'ébauche du foie. Du côté gauche le bourrelet homologue, un peu moins marqué qu'à droite, et plus distant de la crête médiane de la gouttière digestive, vient tomber également à l'extrémité dorsale du bord antérieur de l'ombilic intestinal. J'ai fait remarquer plus haut que l'arête latérale gauche de l'intestin céphalique ne se terminait pas sur la crête médiane comme à droite; elle en reste au contraire assez distante. Sa direction est continuée par le bourrelet latéral gauche dont elle reste séparée par une petite dépression; de même sur la reconstruction graphique, l'épaississement longitudinal interne ou dorsal (h_2) était séparé de l'épaississement hypocœlomique proprement dit, continuant les parois latérales de l'intestin céphalique. Ces deux bourrelets longitudinaux, dont je viens de préciser l'extrémité antérieure, se prolongent en arrière, en suivant une direction parallèle à la ligne médiane, représentée ici par la crête de la gouttière digestive. Leur relief n'est pas uniforme, mais, de même que les zones latérales de l'anneau hépato-pancréatique possédaient une épaisseur variable, les bourrelets qui les représentent offrent une hauteur différente suivant les points considérés, ce qui fait qu'ils paraissent constitués par un certain nombre de tubercules. On se rappelle que les tubercules segmentaires gauches de la portion hypocœlomique de l'ébauche pancréatique dorsale, tels qu'on pouvait les voir sur le graphique de la planche XXI,

s'étaient rapprochés de ceux du côté droit et étaient venus se placer presque entièrement sous la ligne médiane. Par suite de ce déplacement, ces tubercules pancréatiques du côté gauche ne sont plus dans le prolongement de la zone hypocœlomique, mais occupent une situation interne plus rapprochée de la ligne médiane que l'extrémité postérieure de cette zone. On remarque une disposition identique sur le moule. Le bourrelet longitudinal gauche ne se termine pas comme le droit, au niveau d'une série de tubercules appartenant à l'ébauche pancréatique dorsale, mais en dehors de ces reliefs.

Il reste à étudier maintenant, sur le moule, ce qui appartient à l'ébauche du futur pancréas dorsal. Elle est constituée par trois séries de tubercules, les uns appartenant à la région hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique, les autres à la zone hypocordale. Les premiers sont rangés comme les épaississements du graphique en deux séries longitudinales (*pd* I, II, III et IV); celle du côté droit prolonge en arrière le bourrelet longitudinal décrit précédemment. Elle est constituée par quatre tubercules aplatis, correspondant aux quatre plages épaissies de la reconstruction graphique. La surface de ces tubercules n'est pas lisse et régulière, mais bosselée, ce qui, à un examen superficiel, peut faire croire à l'existence de plus de quatre tubercules. L'étude de stades plus précoces et de reconstructions graphiques permet seule d'éviter cette erreur. Des quatre tubercules pancréatiques du côté droit, les deux extrêmes sont les moins étalés dans le sens transversal. Le premier est peu marqué, tandis que les trois autres forment un relief très appréciable. Du côté gauche, on sait que les tubercules pancréatiques ne sont pas dans le prolongement du bourrelet longitudinal; ils viennent faire saillie sur la ligne médiane, au niveau de la crête dorsale de la gouttière digestive. Sur toute cette crête, leur saillie est assez forte, tandis que sur le côté gauche en dehors de la ligne médiane, ils se confondent en un relief allongé sans segmentation bien appréciable. Les tubercules segmentaires du côté gauche ne sont donc pas aussi bien délimités que du côté droit, ce fait était facile à prévoir d'après le simple examen du graphique de l'embryon étudié.

En ce qui concerne les quatre tubercules hypocordaux, le relief qu'ils forment est très faible; il se distingue à peine de celui de la crête médiane de la gouttière digestive. On ne devine leur présence que grâce à une légère dentelure de cette crête (*Hypd* I, II, III et IV).

Indépendamment de ces différents reliefs, la reconstruction plastique offre encore un certain nombre de petits tubercules (x, x') correspondant en général aux épaississements signalés à propos de la description du graphique, et qui sont en rapport avec l'édification ultérieure de l'intestin moyen proprement dit. Il faut remarquer aussi que la crête dorsale de la gouttière digestive, assez tranchante dans la région antérieure où elle prolonge l'arête médiane dorsale de l'intestin céphalique, devient très mousse. Elle s'arrondit dans la partie postérieure du moule, en arrière du futur pancréas dorsal, dans cette région où la gouttière digestive n'est encore qu'à l'état de rudiment et où l'entoderme s'étale presque complètement à plat sur le vitellus (fig. 22).

La description rapide des coupes de cet embryon me permettra de préciser les rapports des différents détails, étudiés sur les reconstructions, avec les organes voisins. Les coupes, qui correspondent aux portions antérieures du graphique et du moule, n'intéressent que l'intestin céphalique. La section de ce tube (*Ic*) est irrégulièrement losangique, à grand axe transversal (fig. 13). Ses parois ont une épaisseur assez considérable, moindre pourtant du côté dorsal, où on ne retrouve qu'une faible trace de crête médiane hypocordale (*Hych*). La paroi ventrale est en rapport direct avec le sinus veineux (*sv*), ses parois latérales sont recouvertes par l'épithélium du cœlome. Un peu avant que les coupes n'atteignent l'extrémité postérieure du sinus veineux, apparaît à la face ventrale de ce dernier la section du diverticule hépatique caudal (h_1, fig. 14). De son côté l'intestin céphalique a changé de forme, sa section est encore losangique, mais la grande diagonale de ce losange est dorso-ventrale. Au niveau de l'extrémité postérieure du sinus veineux, les deux veines omphalo-mésentériques *Vomd*, *Vomg* s'écartent l'une de l'autre et laissent entre elles un espace dans lequel la

paroi ventrale de l'intestin céphalique se réfléchit brusquement, donnant ainsi naissance à l'ombilic intestinal. La lumière de l'intestin céphalique s'est ouverte au-dessus du vitellus. Toutes les coupes, passant en arrière de cette région, atteindront la gouttière digestive. La hauteur de cette gouttière d'abord assez

Fig. 13 à 22. — Coupes transversales d'un embryon de Canard de 28 à 29 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4. Vérick, obj. 0, tirage, chambre claire). Réduction 1/5.

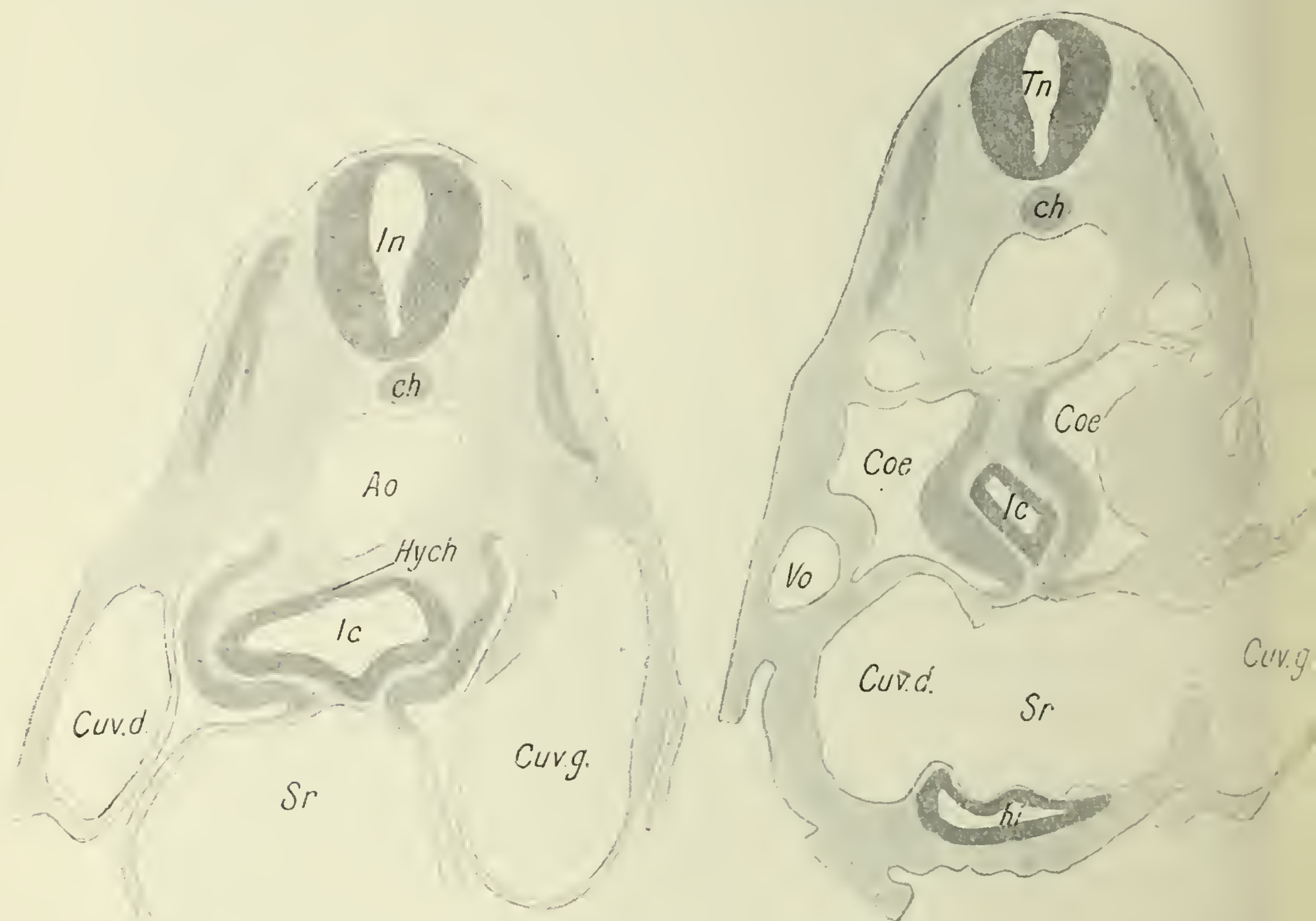


Fig. 13. — Coupe passant par la région postérieure de l'intestin céphalique. *Cuv. d.*, *Cuv. g.* conduits de Cuvier droit et gauche.

Fig. 14. — Coupe atteignant le diverticule hépatique caudal ou ventral h_1.

forte, va en diminuant à mesure qu'on examine des coupes plus rapprochées de la région caudale, et finit même par être presque nulle dans la région qui correspond à l'extrémité postérieure des deux reconstructions. C'est désormais sur les parois de cette gouttière, que l'on trouvera la trace des différents épaississements sigalés plus haut.

Sur la coupe de la figure 15, la section a atteint les épaississements longitudinaux dorsaux et internes (h_2), ventraux et externes (h_1) des parois latérales et antérieures de la gouttière digestive.

Quelques coupes plus loin, en allant de l'extrémité craniale à l'extrémité caudale, les épaississements ventraux sont encore nettement visibles (fig. 16); on sait qu'ils prolongent en arrière la base du diverticule hépatique ventral. Du côté gauche, cet épaississement longitudinal ventral est entièrement recouvert par la veine omphalo-mésentérique gauche; à droite également, mais il répond plus spécialement à ce niveau, à un interstice entre la veine vitelline proprement dite et une de ses branches afférentes; d'où la présence d'une petite gouttière en ce point. Elle se traduit sur la reconstruction plastique par cette crête longitudinale, que j'ai signalée plus haut et qui prolonge en arrière sur la paroi de la gouttière intestinale, le premier diverticule hépatique (h_1).

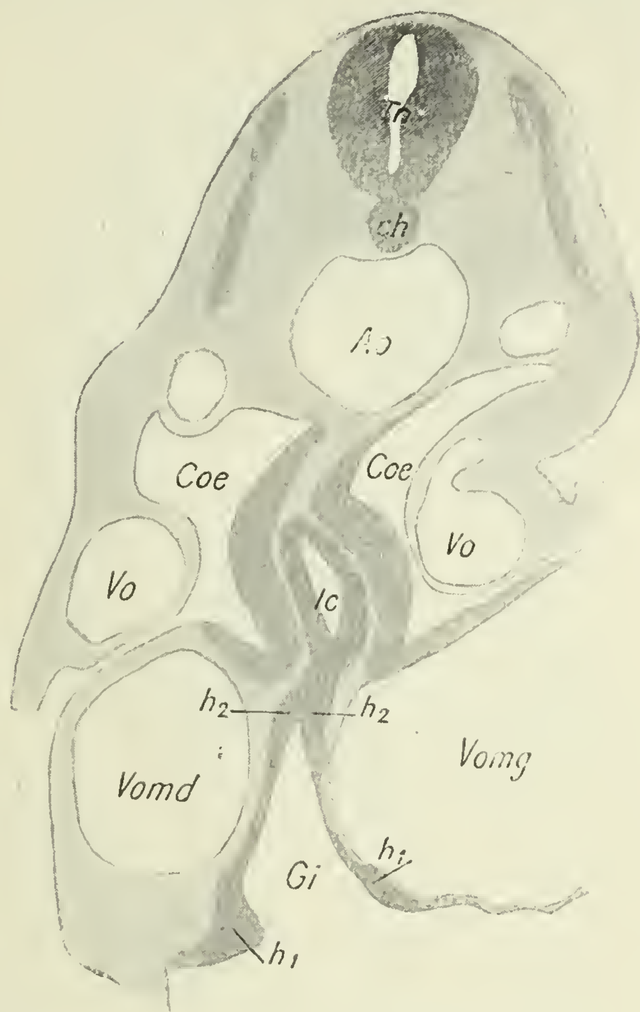


Fig. 15. — La section a atteint l'intestin céphalique un peu en avant du point où il va s'ouvrir dans la gouttière digestive. Sur les parois de cette dernière se remarquent les épaississements décrits dans le texte, h_1 et h_2.

En ce qui concerne les épaississements longitudinaux dorsaux ou internes, ils sont confondus, sur la coupe de la figure 16, avec les épaississements des zones hypocœlomiques *Zc* de l'anneau hépato-pancréatique. Ces derniers reliefs sont incomplètement recouverts par l'épithélium du cœlome, sans doute par suite de causes d'ordre mécanique, ils sont venus se placer par leur portion la plus saillante, dans l'interstice compris entre la paroi de la cavité générale et l'endothélium des veines vitellines.

A quelques coupes plus loin, se trouve atteinte la zone épaissie transversale de la région veineuse (*pv*) de l'anneau hépato-pancréatique (fig. 17); là où plus tard apparaîtra l'ébauche du pancréas ventral. L'épaisseur de cette zone veineuse est assez régulière, elle est directement en contact avec la

paroi de la veine omphalo-mésentérique. Les coupes qui suivent celles que je viens de décrire, passent par les épaississements hypocœlomiques ou zone latérale de l'anneau hépato-pancréatique. Ces reliefs ne sont comme précédemment recouverts qu'en partie par l'épithélium du cœlome (fig. 18). Ils correspondent en réalité à l'interstice entre la paroi de la cavité générale

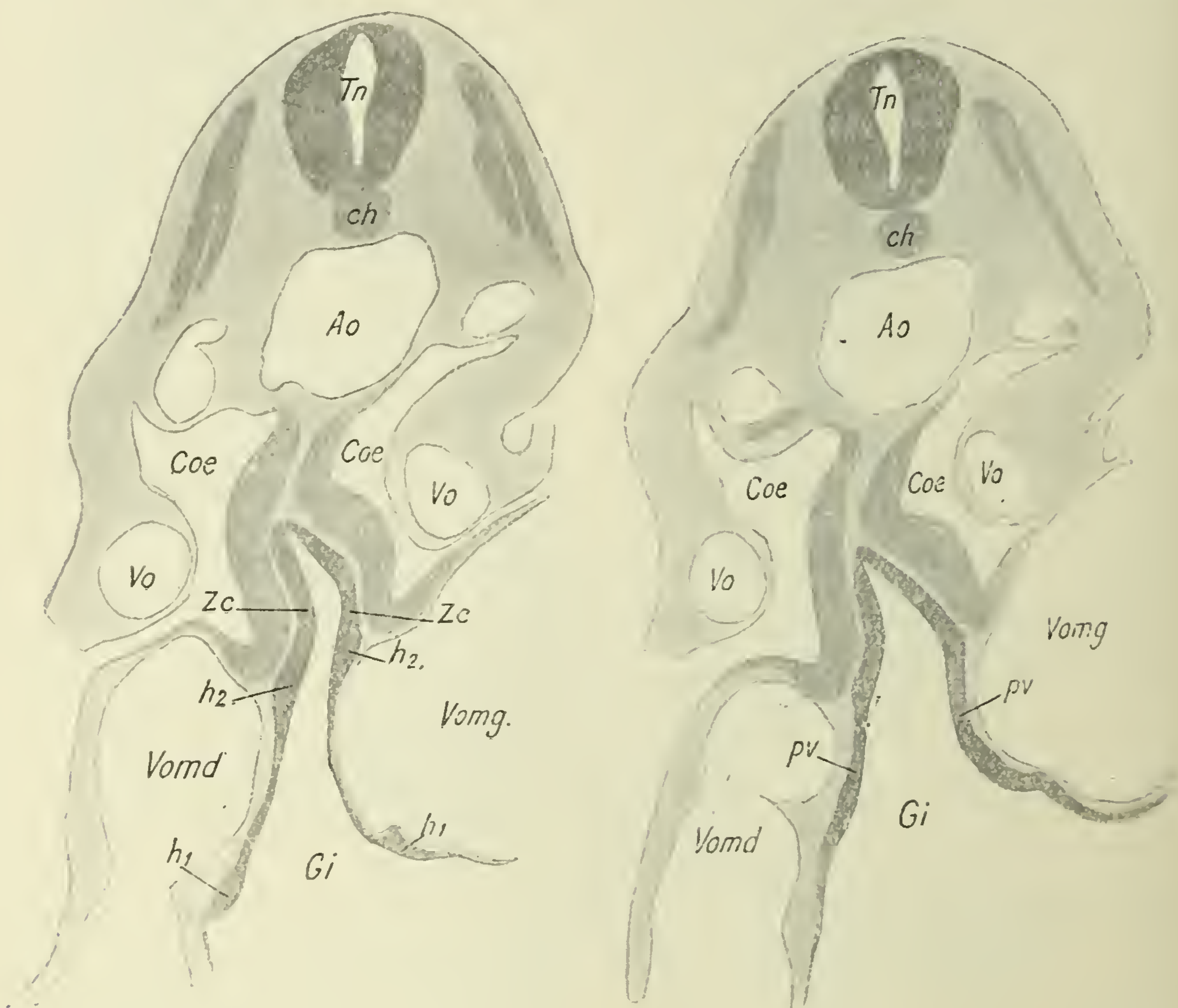


Fig. 16 et 17. — Coupes passant dans la région antérieure de la gouttière intestinale. Remarquer sur la figure 17 les épaississements pancréatiques ventraux *pv*.

et celle des veines vitellines. Du côté droit, sur la paroi de la gouttière digestive, on remarque encore une petite saillie déterminée par un interstice veineux, qui se traduit sur la reconstruction plastique par une légère crête ci-dessus décrite. Ce qui caractérise l'apparition de l'ébauche pancréatique dorsale sur les coupes, c'est la plus grande épaisseur prise par la paroi de la gouttière digestive ; en effet, si l'on veut bien se reporter à la reconstruction graphique de l'embryon étudié, on voit que les épaississements hypocœlomiques ou segmentaires et gauches du pancréas dorsal occupent la ligne médiane et se sont plus ou

moins isolés des épaississements latéraux de l'anneau hépato-pancréatique primitif.

A droite, par contre, la zone hypocœlomique est encore continue. De cela on peut facilement conclure à l'aspect présenté par les coupes de cette région et à leur interprétation. Sur la coupe de la figure 19 qui passe par l'extrémité antérieure de la future ébauche pancréatique, trois régions épaissies des parois de la gouttière digestive sont sectionnées : deux latérales et une médiane; cette dernière (*pd* I) appartient à la série des épaississements segmentaires gauches du pancréas dorsal. Elle fait saillie dans l'interstice des deux parois cœlomiques. L'épaississement latéral gauche (*Zc*), recouvert par l'épithélium de la cavité générale, correspond à la région purement hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique. L'épaississement latéral droit (*pd* I) est ici la section du premier segment droit, intermédiaire entre les épaississements hypocœlomiques et les autres segments pancréatiques dorsaux.

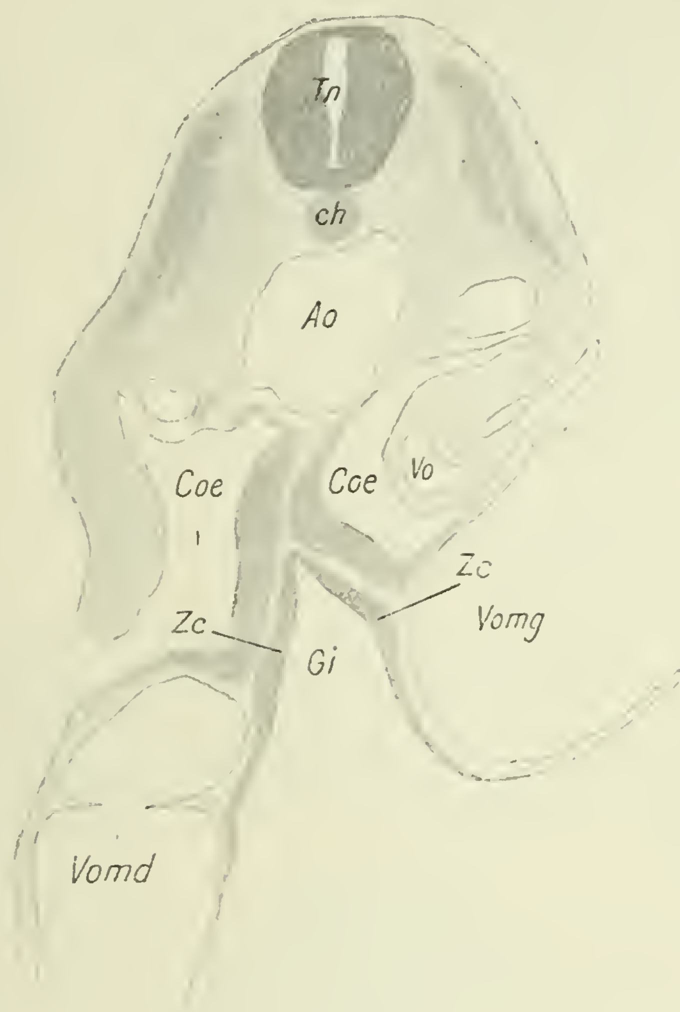


Fig. 18. — Coupe atteignant les zones hypocœlomiques proprement dites de l'anneau hépato-pancréatique.

Quelques coupes ensuite, on est en pleine région segmentaire de la future ébauche pancréatique dorsale. A ce niveau (fig. 20), la gouttière digestive ne présente plus que deux zones épaissies, l'une latéro-médiane gauche, l'autre latérale droite; elles correspondent toutes deux à la section des épaississements segmentaires hypocœlomiques du pancréas; inutile d'insister sur leur position et leurs rapports avec la paroi du cœlome. Les coupes qui passent par la zone hypocordale du pancréas dorsal ont aussi un aspect caractéristique (fig. 21); l'une d'entre elles a été repro-

duite. En arrière de cette région, la gouttière digestive est à peine indiquée (fig. 22). Le feuillet entodermique présente un

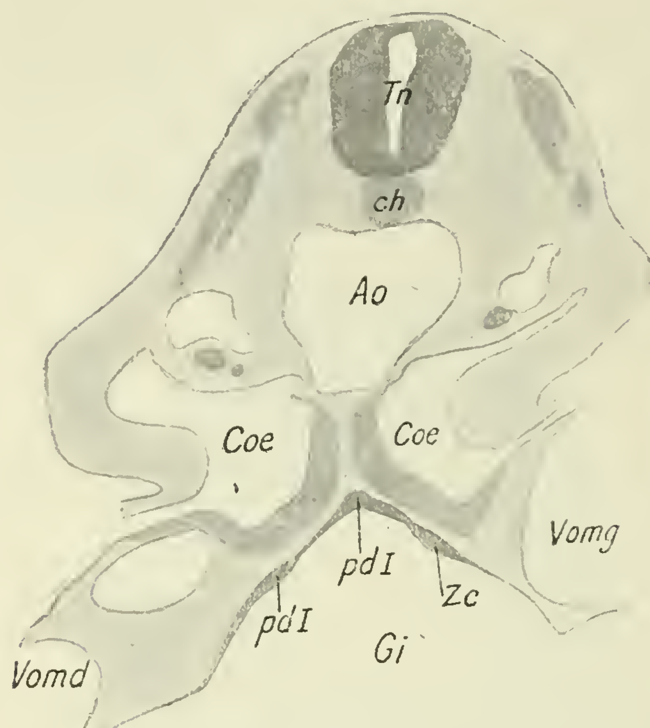


Fig. 19. — Coupe passant par les premiers tubercules segmentaires *pd* I du pancréas dorsal, *Zc* zone hypocœlomique.

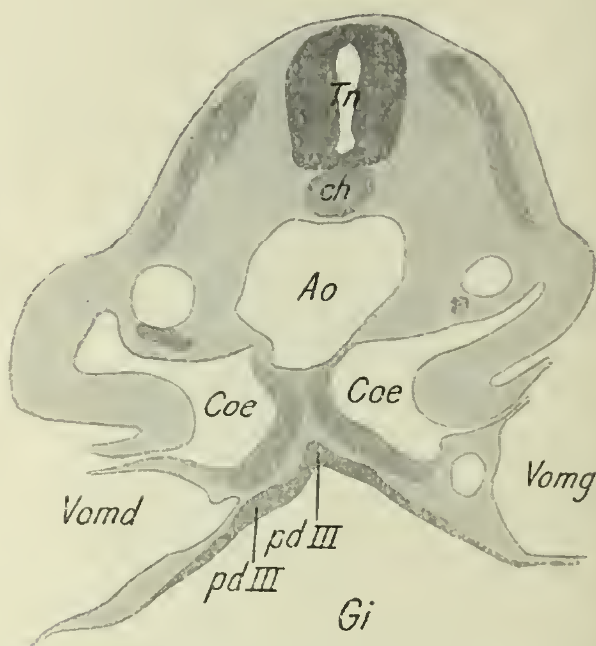


Fig. 20. — Coupe passant par les troisièmes tubercules segmentaires *pd* III du pancréas dorsal.

léger épaississement dans sa portion embryonnaire proprement dite, qui se transformera ultérieurement en un tube intestinal. Le reste du feuillet qui prolonge sur les côtés les parois de

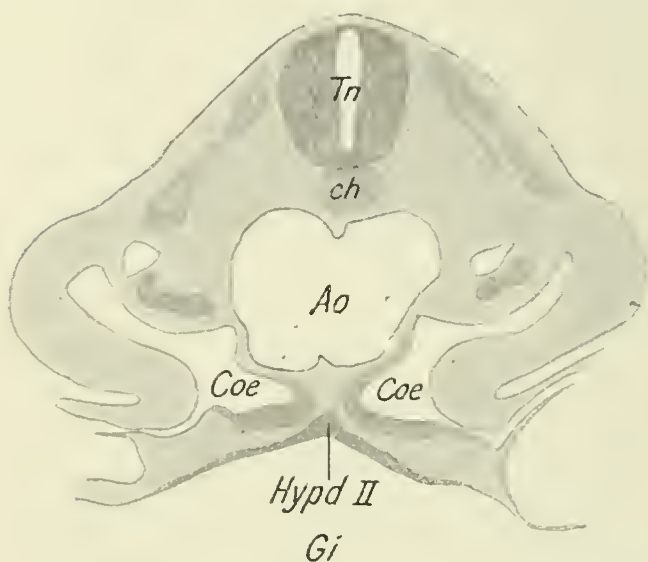


Fig. 21. — Coupe atteignant le second tubercule hypocordal *Hypd* II du pancréas dorsal.

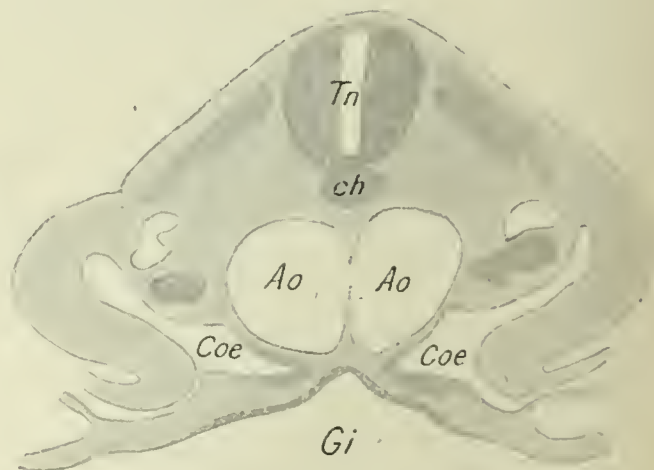


Fig. 22. — Coupe passant par le rudiment de la gouttière digestive en arrière du pancréas dorsal.

cette gouttière et s'étale sur le vitellus, reste au contraire extrêmement mince.

— Au stade IV je dois rattacher la description d'une reconstruction plastique. Elle a porté comme la précédente sur la région antérieure de la gouttière intestinale chez un *embryon*

de 30 paires de protovertèbres. Incubation soixante heures. Planche XXIV, figures 2 et 3.

Les dispositions présentées par l'extrémité postérieure ou caudale de l'intestin céphalique, sont les mêmes que chez l'embryon précédent, je n'y reviens donc pas. La lèvre ombilicale antérieure *omb* a une direction nettement perpendiculaire à celle de l'intestin antérieur. On retrouve à l'extrémité ventrale de cette formation le diverticule hépatique ventral h_1, déjà apparu chez l'embryon précédent; de plus le diverticule hépatique cranial ou dorsal h_2 a pris naissance à l'autre extrémité de cette crête dorso-ventrale. Sans entrer actuellement dans la description de ces diverticules, il faut préciser leurs rapports avec les différents reliefs de la gouttière digestive, spécialement ceux qui correspondent aux zones épaissies de l'anneau hépato-pancréatique.

L'épaississement longitudinal ventral qui, comme on l'a vu, prolonge en arrière la base du diverticule hépatique ventral, ne se traduit par aucun relief sur la paroi gauche de la gouttière intestinale. A droite au contraire, et au même niveau, une légère crête est indiquée. Elle répond à un interstice veineux comme précédemment.

En ce qui concerne les bourrelets latéraux ou hypocœlomiques des parois de la gouttière digestive, leur disposition est un peu différente à droite et à gauche. Du côté droit, le bourrelet latéral *Zc*, qu'on sait répondre à la zone latérale ou hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique, paraît continuer la direction du diverticule hépatique dorsal ou cranial et le prolonge en arrière, presque parallèlement à la crête médiane de la gouttière digestive. Ce bourrelet, légèrement bosselé, se perd un peu en avant de tubercules assez accentués, qui appartiennent à l'ébauche du futur pancréas dorsal.

A gauche, le bourrelet latéral se comporte d'une façon très semblable à la disposition présentée par le moule précédent. Son extrémité antérieure est séparée du diverticule hépatique cranial qui occupe l'extrémité dorsale de la gouttière digestive, par un sillon assez accentué. Ce relief paraît se perdre à ce niveau sur la paroi latérale et ventrale de l'intestin céphalique.

En arrière, le bourrelet en question s'avance un peu plus loin que le précédent, il est parallèle à la crête médiane, puis aux tubercules segmentaires gauches de l'ébauche pancréatique dorsale et s'unit plus ou moins à eux au niveau des tubercules moyens de cette région. Cette disposition est absolument semblable à celle qu'on trouve du côté gauche sur le graphique de l'embryon précédent. Au côté antérieur et ventral du bourrelet que je viens de décrire, immédiatement en arrière de la lèvre ombilicale antérieure, se trouve un relief qui appartient à la région veineuse de l'anneau hépato-pancréatique. Ce relief (*pv*) qui indique la place du futur pancréas ventral est insignifiant du côté droit, mais bien marqué à gauche; il y présente l'aspect d'une surface légèrement bombée, lisse, assez mal limitée en avant, où elle se perd dans les deux diverticules hépatiques, ce qui provient des rapports de l'épaississement transversal qui lui a donné naissance. En arrière, elle se perd insensiblement sur les parois de la gouttière intestinale.

L'ébauche pancréatique dorsale n'est pas sensiblement différente chez cet embryon de ce qu'elle était sur le moule précédent. Du côté droit, les quatre tubercules segmentaires (*pd* I, II, III, et IV) sont bien isolés les uns des autres et forment un relief assez appréciable bien que leur surface soit irrégulière et bosselée. La direction de ces tubercules prolonge sensiblement celle du bourrelet latéral hypocœlomique. Ils sont séparés de ceux du côté gauche par une petite gouttière peu accentuée, située au côté droit de la crête médiane. En effet, les tubercules segmentaires gauches font saillie sur la ligne médiane tout en se prolongeant légèrement sur la face latérale gauche de la gouttière digestive. Également au nombre de quatre du côté gauche, ces deux tubercules moyens sont seuls bien proéminents. C'est au niveau de ces deux tubercules que se termine le bourrelet latéral du stade précédent. Le tubercule antérieur à peine indiqué, est un peu plus cranial que le premier du côté droit; de même le quatrième tubercule gauche ne correspond pas au quatrième droit; il est un peu plus antérieur et répond plus exactement au troisième tubercule segmentaire droit. Les tubercules hypocordaux forment un petit bourrelet légèrement

irrégulier, confondu avec la crête médiane de la gouttière intestinale qui prolonge en arrière ces tubercules gauches du pancréas dorsal.

Ce moule offre encore un certain nombre d'autres reliefs : ainsi du côté gauche, la paroi latérale de la gouttière digestive présente un pli assez accentué qui paraît continuer, à part une légère interruption au niveau du pancréas dorsal, le bourrelet latéral de la zone hépato-pancréatique. Cette continuité n'est qu'apparente, le pli en question (x) qui forme une saillie assez forte, est dû à ce que la gouttière intestinale se constitue à ce niveau et s'isole de l'entoderme étalé sur le vitellus. Ce pli, qu'on retrouve aussi accentuée du côté droit (x) mais à peine intéressé par la reconstruction plastique, correspond assez exactement au côté interne des veines omphalo-mésentériques (fig. 23). C'est aussi ce relief qui limite sur les côtés la portion du feuillet entodermique, qui sera employée à la constitution du tube intestinal. C'est là la seule trace des *Nahtfalten* de His (68 m) que j'ai rencontrée. Hammar (93 k) a bien observé sur des reconstructions plastiques les reliefs longitudinaux qui prolongent en arrière les diverticules hépatiques primitifs, mais à mon avis il s'est trompé, en assimilant aux *Nahtfalten* de His une gouttière extérieure du moule située au côté externe ou ventral du relief longitudinal ventral, et saillant à l'intérieur en une crête arrondie. Pour ma propre part, je crois que la séparation entre l'entoderme intestinal et le reste du feuillet, qui recouvre le vitellus, n'est indiquée que par des différences

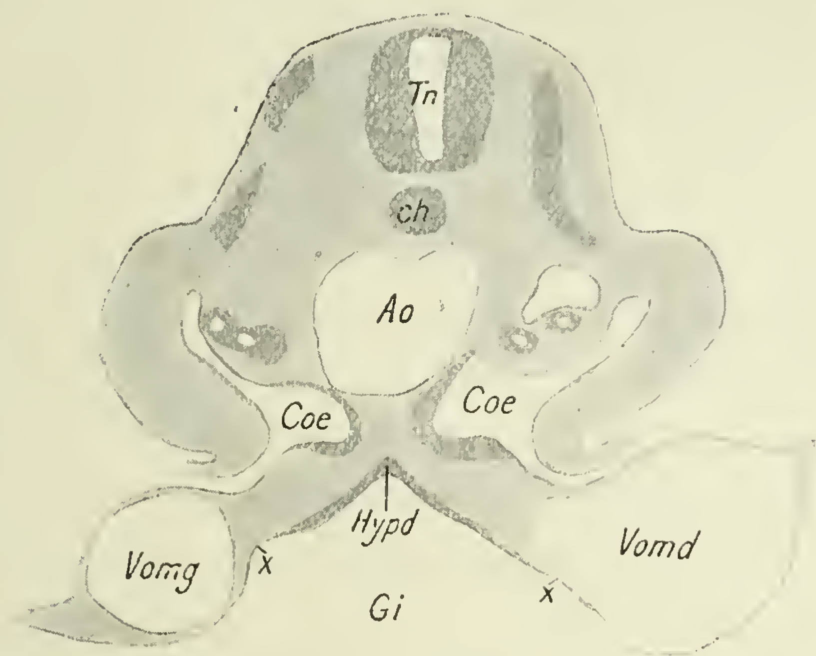


Fig. 23. — Coupe transversale passant par la région hypocordale *Hypd* du pancréas dorsal d'un embryon de 30 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4. Vérick, obj. 0, tirage, chambre claire). Réduction 1/5. L'épaississement purement intestinal de l'entoderme s'arrête aux plis marqués par la lettre x, c'est là que se fera la soudure des lèvres de la gouttière digestive, au moment de sa transformation en tube intestinal.

d'épaisseurs et non par des plis plus ou moins variables dans leur situation. L'expression de *Nahtfalte*, qu'on ne retrouve du reste pas dans les travaux récents de **His**, ne répond à aucune formation réelle.

L'examen des coupes de cet embryon nous renseigne sur les rapports à ce stade entre les formations ci-dessus décrites sur le moule et les organes voisins. Ces rapports ne sont pas sensiblement différents de ce qu'ils étaient chez l'embryon de 28 paires de protovertèbres, je n'y reviens pas ici.

L'un d'eux pourtant doit être indiqué, c'est la correspondance entre les segments mésodermiques et les ébauches hépatique et pancréatique dorsale. Chez cet embryon, un plan transversal passant par la lèvre ombilicale antérieure, correspondrait à l'intervalle entre la huitième et la neuvième paire de protovertèbres. Ce n'est que quatre protovertèbres plus loin, dans l'intervalle entre la douzième et la treizième que se remarque, sur les coupes, la première trace des tubercules hypocœlomiques du pancréas dorsal.

Un intervalle de quatre segments mésodermiques sépare donc encore à ce stade la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal de la partie hypocœlomique du pancréas dorsal.

On a vu que précédemment les tubercules de cette région correspondaient aussi à quatre somites. Chez l'embryon en question, il n'en est plus tout à fait ainsi. Les épaississements hypocœlomiques du pancréas dorsal, qui se traduisent sur le moule par les tubercules précités, vont de l'intervalle entre la douzième et la treizième paire de protovertèbres jusqu'à la partie moyenne de la seizième. Ils correspondent donc environ à trois corps et demi de protovertèbres. Par contre les tubercules hypocordaux semblent s'être rapprochés encore des tubercules hypocœlomiques et avoir progressé vers la région craniale par rapport aux protovertèbres. Ce fait ainsi que le précédent s'explique facilement si l'on examine la reconstruction plastique, on y voit que, au niveau de l'ébauche pancréatique dorsale, et abstraction faite de la hauteur prise par la gouttière digestive, toute la portion de cette gouttière qui correspond aux tubercules hypocœlomiques du pancréas forme une légère proéminence, au-dessus

de la région avoisinante. En d'autres termes, à ce niveau il y a un début d'évagination pancréatique dorsale; le feuillet entodermique intestinal ne suit plus exactement comme précédemment la direction de la lame protovertébrale, mais, au niveau du futur pancréas dorsal, il se bombe et produit ainsi un déplacement du côté cranial de toute la partie postérieure de l'ébauche pancréatique en question. Ce déplacement ne dépasse du reste pas l'épaisseur d'une demi-protovertèbre et j'insiste encore sur ce fait que, à ce moment, la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal et l'extrémité antérieure de l'ébauche pancréatique dorsale ont conservé les mêmes rapports que précédemment entre elles et les segments mésodermiques.

Stade V. — *Embryon de Canard de 32 paires de protovertèbres. Incubation, soixante-cinq heures.*

Deux reconstructions se rapportent à cet embryon, l'une graphique d'épaisseurs, l'autre plastique. Je décrirai d'abord la première. Un fait frappe tout d'abord à l'examen de la reconstruction graphique (pl. XXII). L'ébauche pancréatique dorsale possède désormais une unité évidente; à la partie antérieure du graphique, les ébauches pancréatiques ventrales commencent aussi à s'isoler des épaississements voisins. Néanmoins il faut encore essayer de distinguer dans ces reliefs les différents détails de l'anneau hépato-pancréatique primitif.

Bien que la région de la gouttière digestive, région à proprement parler embryonnaire de l'entoderme qui doit se transformer en tube intestinal, ait pris une épaisseur assez considérable, surtout dans le voisinage des ébauches pancréatique et hépatique, on retrouve encore dans la partie antérieure du graphique sur la ligne médiane une zone étroite et allongée d'épaisseur relativement faible. Cette zone mince correspond à cette portion des parois de la gouttière digestive, qui à des stades plus précoces continuait avec ses mêmes caractères le toit de l'intestin antérieur; on se souvient qu'elle n'en différait que par l'absence d'un épaississement hypocordal.

De chaque côté de cette zone mince, on sait que se prolongent de façon diverse les épaississements latéraux des parois de l'intestin antérieur. On se rappelle qu'immédiatement en arrière

de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, au niveau duquel s'arrête en avant notre reconstruction, ces zones épaissies se décomposaient en deux reliefs plus considérables, l'un longitudinal interne ou dorsal, l'autre également longitudinal mais externe ou ventral. De plus un épaississement transversal unissait les deux épaississements précités. On a vu que les épaississements longitudinaux prolongeaient en arrière les deux diverticules hépatiques primitifs et que l'épaississement transversal correspondait à la future ébauche pancréatique ventrale.

Sur la reconstruction graphique du stade V, du côté gauche, seule l'extrémité caudale de l'épaississement longitudinal ventral ou interne (h_1) a été représentée; comme la reconstruction s'arrête en avant au niveau de la lèvre ombilicale, il est permis de croire que tout cet épaississement a été employé à la formation de la partie proximale du diverticule hépatique ventral ou caudal et englobé dans les parois de ce conduit.

De l'épaississement longitudinal interne ou dorsal du même côté, on ne voit plus en réalité qu'une minime partie. La zone épaissie (h_2) qui se trouve au côté externe de la région médiane et mince, est située pour sa plus grande partie en arrière de la zone épaissie transversale (*pv*) et répond aux épaississements latéraux ou hypocœlomiques (*Zc*) de l'anneau hépato-pancréatique, spécialement à la partie antérieure de la zone hypocœlomique. En avant, dans une portion non représentée sur la reconstruction, cet épaississement se perdrait dans le diverticule hépatique cranial ou dorsal, et dans la paroi latérale de l'intestin céphalique. Une partie de la zone longitudinale interne ou dorsale a donc été englobée dans la partie basale de ce diverticule. On a vu qu'au stade précédent, dans la reconstruction de la planche XXI, la zone épaissie transversale qui unissait du côté gauche, et à leur extrémité caudale, les deux épaississements longitudinaux interne et externe, était décomposable en une partie principale *pv* et une accessoire *pv'*, l'une mieux marquée, l'autre composée de deux petits tubercules situés en arrière de la première. Ces deux portions peuvent se retrouver à ce moment dans l'ébauche pancréatique ventrale gauche dérivée de la zone épaissie transversale. Cette ébauche comme la région veineuse

de l'anneau hépato-pancréatique dont elle provient, est encore en connexion avec les dernières traces des épaississements longitudinaux externe et interne (ce dernier n'étant en rien distinct de la zone hypocœlomique). De plus on y distingue plusieurs épaississements différents. Un petit tubercule situé tout à fait au côté externe (ventral en réalité) était déjà visible au stade précédent, où on ne savait s'il appartenait en réalité à la zone épaissie longitudinale, hépatique ou vitelline, ou à la zone transversale ou veineuse. La majeure partie de l'ébauche est représentée par un épaississement transversal d'environ 30 μ. En dedans de cette véritable crête, se trouve encore un petit tubercule et en arrière, immédiatement au côté caudal de cette crête, se remarquent trois points épaissis, deux latéraux assez petits, un médian, allongé sensiblement dans le sens cranio-caudal. Ces trois petits reliefs proviennent de la partie accessoire *pv'* de la région veineuse hépato-pancréatique.

En somme il y a eu rapprochement entre la portion principale et la partie accessoire de l'ébauche pancréatique ventrale gauche.

Du côté droit quelques différences dans la disposition des différents épaississements se remarquent. Les deux zones épaissies longitudinales interne et externe h_2 et h_1 sont atteintes sur une plus grande longueur que du côté gauche.

L'épaississement longitudinal externe ou ventral h_1 dans la portion où il est atteint, est large et bien marqué, il est séparé de l'interne ou dorsal par une zone de moindre épaisseur qui a pour limites, en avant celles de la reconstruction, c'est-à-dire la lèvre ombilicale antérieure, en arrière la zone transversale que je décrirai dans un instant, au côté interne, l'épaississement longitudinal dorsal h_2. Ce relief n'est pas tout à fait contigu à la région mince et médiane, il en est séparé par une petite bande plus ou moins distincte. Quoi qu'il en soit, on a réellement affaire ici à une portion hypocœlomique antérieure de l'anneau hépato-pancréatique primitif. En avant cet épaississement, de même que l'externe, se perd dans la paroi du diverticule hépatique correspondant.

Pas plus qu'au stade précédent, la zone épaissie transversale

n'est bien marquée et distincte du côté droit. On peut pourtant encore la considérer comme constituée par deux parties, l'une principale (*pv*) et antérieure, l'autre accessoire (*pv'*) caudale.

La première est plus spécialement en rapport avec l'extrémité postérieure du relief longitudinal externe (h_1). Elle est composée par une plage assez épaisse (25 μ) étalée surtout dans le sens transversal et accompagnée à droite et à gauche de bourgeons plus petits et moins épais. La région accessoire de cette future ébauche pancréatique ventrale droite est un véritable contrefort externe de la zone hypocœlomique droite. Elle est assez mal limitée, caractérisée seulement par un petit relief de 20 μ et s'unit en avant avec la partie principale de cette région veineuse.

J'ai déjà indiqué en grande partie la position sur cette reconstruction, des portions latérales ou hypocœlomiques (*Zc*) de l'anneau hépato-pancréatique. D'après ce qu'on peut voir sur le graphique, elles forment des plages étalées dans le sens transversal, dont l'épaisseur va en diminuant assez régulièrement, depuis l'extrémité antérieure de la reconstruction où elles se perdent dans les diverticules hépatiques, jusqu'à leur limite postérieure où elles se continuent dans l'ébauche pancréatique dorsale *pd*. J'ai fait remarquer dès le début que cette ébauche avait pris une unité évidente et se différenciait nettement des autres épaississements de l'entoderme digestif dans toute la région reconstruite. Cette unité ne s'est pas établie, du reste, sans nuire à la netteté des différentes parties constituantes de l'ébauche.

Je vais essayer pourtant de dégager ce qui revient, dans cette masse irrégulièrement épaisse, aux différents éléments signalés aux stades précédents dans l'ébauche pancréatique dorsale.

La forme de l'épaississement pancréatique dorsal est allongée, étalée en avant dans le sens transversal et plus étroite en arrière.

C'est au côté gauche de l'ébauche, côté qui comme on l'a vu est venu se placer sur la ligne médiane, que les dispositions primitives paraissent le mieux conservées.

En suivant ce côté, depuis son extrémité craniale jusqu'au point où l'ébauche pancréatique dorsale devient fort étroite et semble s'effiler du côté caudal, on remarque que les épaississements pancréatiques peuvent se décomposer en une série de

plaques fortement épaissies et arrondies (*pd* I, II, III et IV). Quatre segments épais peuvent ainsi se retrouver dans cette partie gauche en réalité médiane de l'ébauche. Ces segments de l'ébauche pancréatique dorsale n'ont du reste rien de très régulier. Ils atteignent en certains points 60 μ d'épaisseur, mais proéminent chacun en plusieurs points, qui, on le suppose facilement, correspondent dans la réalité à de véritables petits tubercules.

Les épaississements de la partie droite de l'ébauche sont plus difficilement analysables. En avant, on reconnaît tout d'abord une masse fort épaisse, assez longue et étalée dans le sens transversal, où elle se fusionne à gauche avec le premier segment médian, plus exactement gauche, de l'autre moitié de l'ébauche. Cette première masse épaissie a la valeur de deux segments pancréatiques, hypocœlomiques comme je les ai appelés précédemment. En effet la plage épaissie qui lui fait suite est fusionnée par sa base au troisième segment pancréatique gauche.

Quant à la trace du quatrième segment hypocœlomique droit, elle est à peine visible; cette plage épaissie est presque entièrement confondue avec le quatrième segment gauche. Toute cette région pancréatique dorsale segmentée, que je viens de décrire, répond à la partie étalée en largeur de l'ébauche.

La portion effilée qui la prolonge en arrière est une crête étroite assez épaisse, 25 μ en moyenne, qui proémine en quatre petites tubérosités (*Hypd* I, II, III et IV) situées l'une derrière l'autre. On a reconnu de suite la portion hypocordale primitive de l'ébauche pancréatique dorsale. Cette zone hypocordale est du reste intimement soudée à la portion segmentaire ou hypocœlomique du futur pancréas dorsal.

En plus des régions épaissies principales que je viens de décrire, il faut signaler encore, comme au stade précédent, la différenciation au point de vue de l'épaisseur qui se produit dans la portion de l'entoderme, qui deviendra la paroi de l'intestin. Les limites latérales de cet épaississement répondent comme on l'a vu à la position des *Nahtfalten* de His. Cette zone épaissie forme pour ainsi dire le socle des reliefs hépato-pancréatiques. Elle n'est du reste pas d'une épaisseur régulière, mais est par-

semée sur les côtés de la future ébauche pancréatique dorsale et en arrière de cette dernière de plages x, x', plus épaisses, irrégulièrement disposées. Ces plages sont également en rapport avec la constitution du futur épithélium intestinal.

La répartition des mitoses du feuillet entodermique de cet embryon, dans la région qui nous intéresse, est passablement confuse. Ces divisions cellulaires sont extrêmement nombreuses, surtout de chaque côté de la ligne médiane et au niveau des régions les plus épaisses que nous venons d'étudier. La majorité dans la région antérieure de la reconstruction (parties latérales ou hypocœlomiques de l'anneau hépato-pancréatique) possède une direction longitudinale, ce qui indique un allongement cranio-caudal considérable de toute cette région comprise entre la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal et l'ébauche du pancréas dorsal. Dans le territoire de cette ébauche, l'axe du fuseau des divisions cellulaires est surtout transversal. Ce fait explique facilement le mécanisme de l'évagination de toute cette région, la constitution de l'ébauche pancréatique dorsale proprement dite.

Les rapports des différentes zones épaissies avec les segments protovertébraux méritent d'attirer maintenant notre attention. Qu'on veuille bien comparer la reconstruction de la planche XXI, se rapportant au stade précédent, à celle que je décris en ce moment, planche XXII. Dans la précédente, les dispositions primitives persistent encore, on y voit que la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, qui forme la limite craniale de la reconstruction est encore séparée de l'extrémité antérieure de l'ébauche pancréatique dorsale, par la distance de quatre protovertèbres. Au stade actuel, il n'y en a plus que trois; l'extrémité antérieure de la reconstruction n'atteint pas en effet tout à fait la lèvre ombilicale; un plan passant par cette gouttière atteindrait assez exactement l'intervalle entre la neuvième paire de protovertèbres et la dixième. L'extrémité antérieure de l'ébauche pancréatique dorsale est au niveau de l'intervalle entre la douzième et la treizième paire de somites. Elle n'est donc plus séparée de la lèvre ombilicale que par la distance de trois protovertèbres. Il y a eu en réalité recul de ce bord antérieur de l'ombilic

intestinal; cela était facile à prévoir d'après l'examen de la reconstruction graphique; toute une portion des parois latérales et antérieures de la gouttière digestive spécialement la plus grande partie des épaississements longitudinaux, externe ou ventral (h_1) et interne ou dorsal (h_2), ont été incorporés dans les diverticules hépatiques primitifs.

On a vu précédemment que la partie principale de l'ébauche veineuse était séparée de la lèvre ombilicale par la distance d'un segment protovertébral. Ce rapport existe encore sur la reconstruction actuelle; pour l'expliquer, il me semble qu'on doit admettre un véritable recul de la portion principale (*pv*) de ces futures ébauches pancréatiques ventrales. Cette hypothèse me paraît d'autant plus justifiée par ce fait, que la portion accessoire (*pv'*), séparée par une protovertèbre environ au stade précédent de la portion principale, lui est accolée chez l'embryon de trente-deux paires de somites.

L'ébauche pancréatique dorsale s'est modifiée passablement aussi dans ses rapports avec les protovertèbres; la portion segmentaire ou hypocœlomique des stades primitifs ne répond plus qu'à la longueur cranio-caudale d'environ deux protovertèbres et demi; quant à la région hypocordale, comme précédemment elle a une longueur d'environ deux somites.

J'essaierai de dégager plus loin les rapports généraux des ébauches pancréatiques et hépatiques avec les protovertèbres, mais dès à présent, je puis dire, quitte à le justifier ultérieurement que, aux stades primitifs, la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, les segments hypocœlomiques du pancréas dorsal, la zone veineuse de l'anneau hépato-pancréatique ou future ébauche pancréatique ventrale occupent une position fixe par rapport au mésoderme segmenté. Au stade V, par suite de l'apparition de l'évagination pancréatique et du développement des diverticules hépatiques primitifs, diverses modifications se produisent : tandis que l'extrémité antérieure de l'ébauche pancréatique dorsale reste fixe, sa limite postérieure subit un déplacement caudo-cranial. D'autre part la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal recule d'un segment protovertébral; ce recul se fait sentir aussi sur la portion principale de

l'ébauche veineuse, qui vient s'accoler à la portion accessoire.

Les détails de la reconstruction plastique du même stade peuvent facilement se déduire de ce que l'on a vu dans la reconstruction graphique (pl. XXIV, fig. 4).

Comme aux stades précédents, la partie tubulée de l'intestin se continue avec la gouttière digestive par un orifice aplati latéralement, très allongé dans le sens cranio-caudal, l'*aditus anterior*. L'embryon étant supposé en position horizontale, couché à la surface du vitellus, le plan de cet orifice serait sensiblement horizontal. La portion tout à fait antérieure de la gouttière digestive est très élevée, mais fort étroite. Elle s'arrête nettement au niveau d'une sorte de carène à direction perpendiculaire par rapport au tube intestinal, la lèvre ombilicale antérieure *omb*. Cette formation prend par contre une certaine individualité par deux encoches, véritables constrictions qui se sont produites à son côté dorsal et à son extrémité ventrale, et qui l'isolent, la première du tube intestinal, la seconde de cette portion de l'entoderme digestif, qui se réfléchit d'arrière en avant sur le vitellus. Cette double constriction donne ainsi naissance à une véritable gouttière, la *gouttière hépatique Gh*. Ajoutons de suite, qu'aux deux extrémités de cette rainure verticale dans la position que nous avons assignée à l'embryon, se trouvent les diverticules hépatiques primitifs h_1 et h_2 sur l'étude desquels je reviendrai ultérieurement. La limite postérieure de cette reconstruction plastique est celle de la reconstruction graphique d'épaisseurs, c'est dire qu'elle est située en arrière de l'extrémité caudale de l'ébauche pancréatique dorsale.

De même que dans les reconstructions plastiques précédentes, nous allons essayer de retrouver à ce stade, dans le moule en cire, les différents détails observés sur le graphique. Il est du reste nécessaire de les examiner séparément du côté droit et du côté gauche, la symétrie n'existant plus entre ces différentes formations. Sur la paroi droite de la gouttière digestive, la base des deux diverticules hépatiques, cranial h_2 et caudal h_1, est prolongée en arrière par deux reliefs dont le dorsal est le mieux accentué. Celui qui prolonge le diverticule hépatique caudal ou ventral ne peut être appelé une crête, c'est un relief

arrondi, mal limité, se continuant vers le côté gauche au-dessous du diverticule hépatique caudal, dont le sépare une gouttière peu marquée. A gauche, il se perd sans limite nette sur la paroi inférieure de la gouttière digestive. On verra ultérieurement que c'est là la première manifestation de l'existence d'une ébauche cystique biliaire *Cy*.

Le relief dorsal *zc* qui prolonge en arrière la base du diverticule hépatique cranial est par contre fort bien marqué ; c'est une crête assez saillante, à bord presque tranchant en avant, mousse à sa partie postérieure. Cette crête qui forme à droite et à l'extérieur du moule la limite entre le tube intestinal et la gouttière digestive, se perd à son extrémité caudale, d'une façon plus ou moins distincte, sur la ligne médiane occupée par le faîte des deux versants de la gouttière intestinale. Par sa base elle se continue du côté ventral sur les parois latérales de la région de la gouttière digestive, spécialement dans la portion qu'on peut considérer comme paroi latérale droite de la gouttière hépatique. Du côté dorsal, elle fait corps avec la paroi droite de l'extrémité postérieure de l'intestin tubulé. Je dois attirer l'attention, dès à présent, sur la forme caractéristique prise à ce stade par cette extrémité caudale de l'intestin antérieur. Très aplatie dans le sens transversal, elle est renflée dorso-ventralement ; il y a là une véritable dilatation du conduit intestinal ; c'est de plus une région néoformée. On a vu, d'après l'examen du graphique, que la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal et spécialement cette encoche dorsale, qui la limite de l'intestin, avait subi un mouvement de recul par rapport aux protovertèbres, vers l'ébauche pancréatique dorsale dont l'extrémité antérieure est restée fixe. La manifestation apparente de ce recul est l'encoche qui isole du diverticule hépatique dorsal, ou cranial, cette région renflée du tube intestinal. C'est là la première ébauche de l'estomac (*e*), ainsi que cela a déjà été constaté par **Hammar** (93). De même qu'un certain nombre d'auteurs, j'assignerai comme limites théoriques, entre l'intestin antérieur ou céphalique et l'intestin moyen l'*aditus anterior*, orifice de communication entre l'intestin tubulé et la gouttière digestive, tant que cet orifice a une situation fixe, c'est-à-dire chez le Canard la distance de quatre

protovertèbres en avant de l'extrémité antérieure du pancréas dorsal. Lorsque la constriction indiquée se produit, que la lèvre ombilicale antérieure, donnant naissance à des diverticules, recule, une portion de la gouttière intestinale moyenne s'en isole et se transforme en un tube qui prolonge en arrière l'intestin antérieur; c'est l'ébauche de l'estomac. Elle appartient donc en totalité à la région moyenne du tube digestif. Dans les parois de cette ébauche stomacale se prolonge à droite la crête épaissie, qui continue en arrière le diverticule hépatique cranial; c'est à-dire que la zone latérale ou hypocœlomique droite de l'anneau hépato-pancréatique prend part à la constitution de l'ébauche de l'estomac. On verra plus loin comment cette région se comporte à gauche.

Je désire aussi faire remarquer que, par suite des transformations qui se sont produites, l'orifice du tube intestinal antérieur dans la gouttière digestive, à ce stade, n'est plus analogue à l'*aditus anterior* primitif et que ce n'est que par un abus de langage que je me suis permis plus haut d'employer cette expression, pour désigner la formation en question.

Sur la paroi latérale droite et antérieure de la gouttière digestive, entre les deux reliefs qui prolongent en arrière les diverticules hépatiques primitifs, se trouvent les épaississements de la région veineuse de l'anneau hépato-pancréatique. La future ébauche du pancréas ventral droit (*pv*) forme un relief assez accentué, arrondi et irrégulier. On peut le diviser en deux parties, l'une antérieure la plus accentuée et qui correspond à la partie principale de la zone veineuse, l'autre formée par la région accessoire est à peine marquée sur le moule, et se trouve accolée au bord caudal de la précédente. Cette dernière se perd sans limites nettes du côté dorsal, en arrière du bord saillant de la lèvre ombilicale antérieure et dans la direction de la crête dorsale, qui prolonge en arrière le diverticule hépatique cranial. Elle fait saillie sous forme d'un bourrelet arrondi, étroit et dirigé dorso-ventralement. La largeur de ce bourrelet est du reste variable; elle subit deux légères constrictions qui donnent l'impression que l'on a affaire à une formation trilobée. La limite ventrale de ce relief est assez nette. Il s'arrête brusque-

ment, mais, séparée de lui seulement par une étroite dépression, une éminence arrondie paraît continuer sa direction et l'unir au bourrelet, qui sert de base au diverticule hépatique caudal.

Ces faits ne font que confirmer ce qu'on a vu sur la reconstruction graphique de la constitution de la zone veineuse et de ses connexions avec les épaississements longitudinaux interne ou dorsal, externe ou ventral de la paroi droite et antérieure de la gouttière digestive.

Du côté gauche, les dispositions sont un peu différentes (pl. XXV, fig. 5). Tout d'abord sur le moule, on ne trouve aucun relief correspondant à l'épaississement longitudinal ventral de la gouttière digestive. La base du diverticule hépatique caudal se continue en effet sur la paroi de la gouttière intestinale, sans transition marquée. L'épaississement longitudinal interne dorsal (*Zc*) est assez mal indiqué. C'est un relief arrondi et mousse qui paraît surtout se prolonger sur la paroi latérale de l'intestin tubulé, tandis qu'une encoche l'isole presque complètement du diverticule hépatique cranial. En arrière, ce bourrelet se continue avec une crête (x) souvent assez accentuée, qui court tout le long de la reconstruction. L'examen des coupes et la comparaison avec la reconstruction graphique montrent que ce relief ne répond qu'incomplètement à la portion latérale ou hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique; dû en grande partie à des causes mécaniques, ce bourrelet longitudinal marque dans toute sa partie postérieure, la limite des épaississements de l'entoderme intestinal proprement dit. C'est à vrai dire la place du *pli de soudure* de **His** (68 m). Ce pli de soudure (x) est moins accusé à droite et n'est visible sur la reconstruction qu'à son extrémité postérieure. La zone veineuse gauche, par contre, forme un relief fortement accentué. Il est relativement facile d'indiquer ce qui correspond, dans cette masse, aux deux portions de l'ébauche veineuse. Un léger sillon dorso-ventral isole en effet deux parties. L'une, principale, qui est aussi celle du côté cranial, est irrégulièrement bosselée; on peut pourtant y distinguer trois petits tubercules. Du côté dorsal, elle est assez bien délimitée, mais envoie pourtant un léger contrefort vers le bourrelet longitudinal précité, dans la

direction du diverticule hépatique cranial. Du côté ventral, elle est continuée par deux petites bosselures, situées l'une en avant de l'autre et qui prolongent, vers la base du diverticule hépatique caudal, la future ébauche pancréatique ventrale droite. En ce qui concerne la partie caudale ou accessoire de ce relief, l'examen de la planche renseignera suffisamment sur son aspect de relief saillant et arrondi.

L'ébauche pancréatique dorsale n'est pas moins nette sur la reconstruction plastique que sur la reconstruction graphique. En considérant le moule de profil, comme il est représenté sur les planches, cette ébauche figure à proprement parler un relief assez considérable de la portion dorsale et médiane de la gouttière digestive. Ce relief commence à s'isoler en avant par une sorte de petite encoche. A ce niveau, le profil de la gouttière digestive qui était convexe au niveau de la future ébauche stomacale, en face de la lèvre ombilicale, devient concave pour acquérir à nouveau une certaine convexité tout le long de l'ébauche du pancréas dorsal. En arrière, cette formation se perd insensiblement sur le faîte médian de la gouttière intestinale.

Comme précédemment, je vais rechercher, dans les reliefs qui constituent cette ébauche, les différents éléments de l'anneau hépato-pancréatique primitif. Les dispositions étant différentes sur la paroi droite et la paroi gauche de la gouttière digestive, il est nécessaire d'examiner séparément ces deux côtés. A droite, on remarque une série de reliefs fort marqués, nettement limités à leur extrémité ventrale, du côté des parois proprement dites de la gouttière digestive : leur extrémité dorsale moins nette est séparée du faîte médian de la gouttière digestive par une légère dépression longitudinale. Les quatre premiers de ces reliefs forment un tout bien délimité sur le moule. Leur importance va en décroissant d'avant en arrière. Le premier ou le plus antérieur forme un bourrelet assez fortement accentué, à direction oblique presque horizontale, l'embryon étant dans la position normale. Le second déjà plus étroit, mais aussi allongé, est séparé du précédent par une gouttière assez faiblement indiquée. Les deux derniers, qui sont moins allongés, possèdent une direction moins oblique, se rapprochant beaucoup de la

verticale, surtout le quatrième, en supposant que l'embryon soit couché horizontalement sur le jaune de l'œuf. Il est facile de reconnaître, dans ces quatre reliefs en forme de bourrelet, la transformation des quatre tubercules segmentaires droits du pancréas dorsal.

Du côté gauche on retrouve aussi quatre reliefs correspondant à la position des précédents. Ces quatre reliefs, qui sont les tubercules segmentaires gauches du pancréas dorsal, sont moins allongés que ceux du côté droit; ils sont nettement limités du côté de la paroi de la gouttière digestive, et séparés les uns des autres par de petites gouttières. Les deux tubercules postérieurs sont les plus proéminents. Tous les quatre du reste atteignent la ligne médiane et y font saillie en autant de petites éminences. Ces reliefs sont séparés des tubercules qui ont pris la forme de bourrelet, par une légère gouttière longitudinale déjà citée, qui longe au côté droit le faîte médian de la gouttière digestive. En arrière de ces épaississements, l'ébauche pancréatique dorsale se continue encore par un certain nombre de reliefs qui répondent aux épaississements hypocordaux. Ce sont de petits tubercules situés sur la ligne médiane; ils se prolongent de chaque côté et plus à droite qu'à gauche, par des sortes de contreforts qui continuent en arrière l'ébauche pancréatique dorsale; finalement, ils se perdent sans limite précise sur la région médiane de la gouttière intestinale.

Je dois faire remarquer ici des contradictions apparentes entre les détails de la reconstruction plastique et ceux que j'ai décrits dans la reconstruction graphique d'épaisseurs : ainsi en ce qui concerne les tubercules latéraux droits de l'ébauche pancréatique dorsale. Ces reliefs très nettement limités sur le modèle plastique et entièrement comparables à ceux des stades précédents, ne se traduisent pas sur le graphique par des plages épaissies bien limitées. Il ne faut pas perdre de vue, en effet, que la reconstruction graphique que j'ai employée nous renseigne seulement sur la valeur et la position des épaississements du feuillet entodermique étudié, et que le modèle plastique reproduit les formes extérieures, les reliefs du feuillet en question. D'autre part, à ce moment se produisent des trans-

formations profondes de l'ébauche pancréatique dorsale, modifications qui auront pour résultat la transformation de toute cette région en un diverticule pancréatique dorsal. Tandis qu'extérieurement les reliefs du feuillet intestinal gardent une disposition primitive, la plus grande épaisseur de l'épithélium ne correspond plus entièrement au point le plus saillant.

J'étudierai dans un autre chapitre la formation du diverticule

Fig. 24 à 28. — Coupes transversales d'un embryon de Canard de 32 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4, Vérick, obj. 0, tirage, chambre claire). Réduction 1/5.

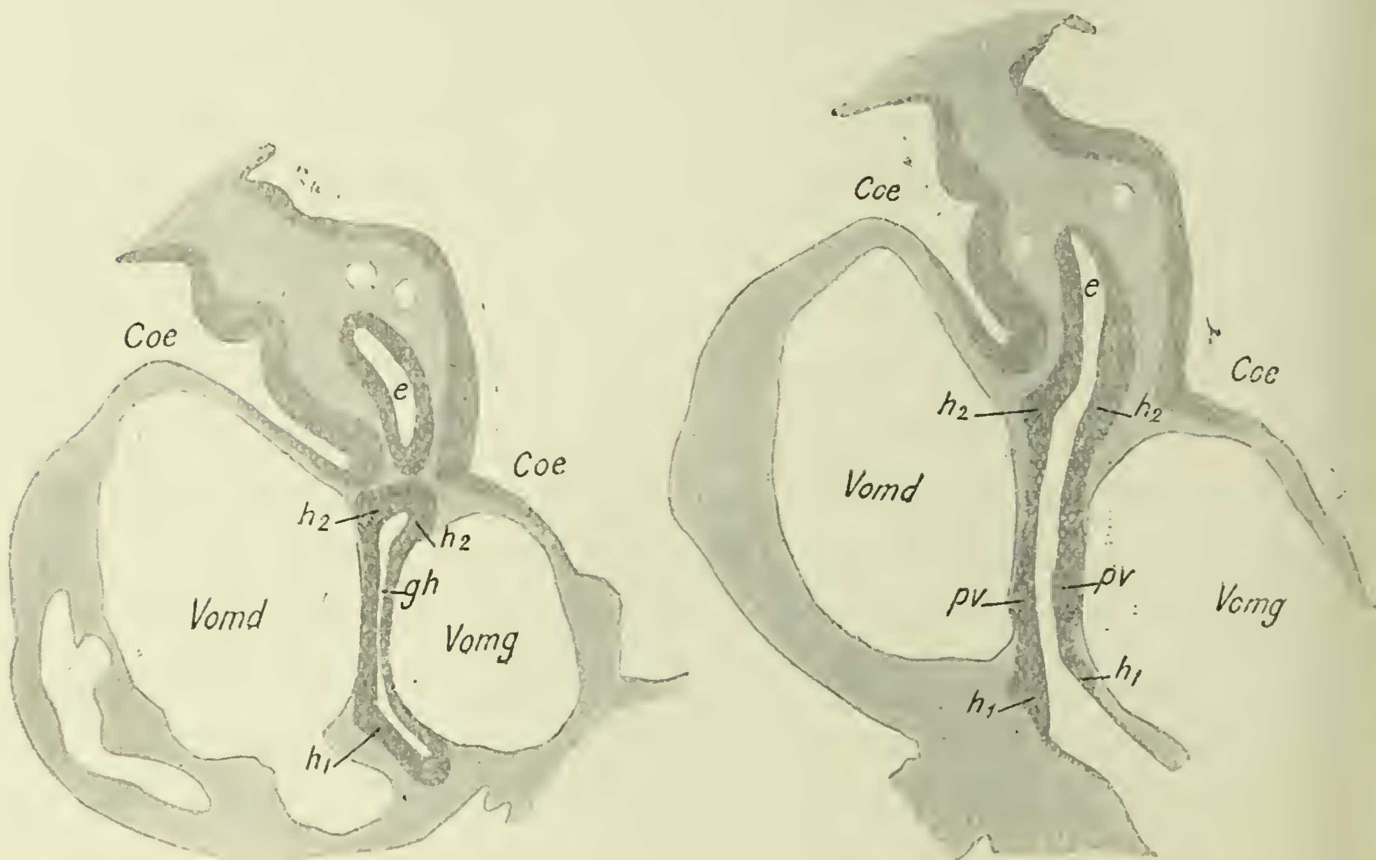


Fig. 24. — Coupe passant par la gouttière hépatique *gh* et la partie de l'intestin tubulé qui formera l'ébauche de l'estomac, *e*.

Fig. 25. — Coupe intéressant les zones pancréatiques ventrales *pv*.

pancréatique dorsal; actuellement je dois rechercher, sur des coupes transversales de cet embryon, les dispositions des différentes parties de l'anneau hépato-pancréatique primitif.

Les coupes les plus antérieures qui ont servi à la reconstruction plastique, montrent le tube digestif constitué par une paroi régulièrement épaisse, avec une lumière à peu près ovalaire, aplatie dans le sens transversal, allongée dorso-ventralement. Quelques coupes plus en arrière (fig. 24) et le tube digestif va se continuer brusquement avec une cavité aplatie transversalement, fortement allongée dans le sens antéro-

postérieur, et située entre les deux veines omphalo-mésentériques. C'est la section de la gouttière hépatique *gh*, qui s'est formée immédiatement en arrière de la lèvre ombilicale antérieure. Cette gouttière se prolonge en avant par les diverticules hépatiques primitifs ; au niveau du plan de section de la figure 24, les diverticules en question se continuent sur les parois latérales de la gouttière par deux régions épaissies (h_1 et h_2). Ce sont les épaississements longitudinaux externes et internes, ventraux et dorsaux des stades précédents ; les dorsaux

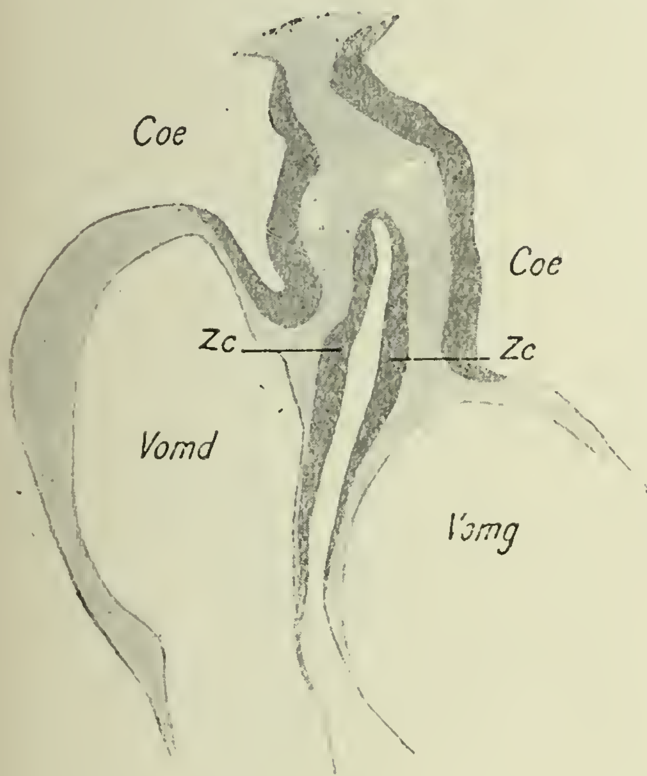


Fig. 26. — Coupe passant par les zones hypocœlomiques de l'anneau hépato-pancréatique.

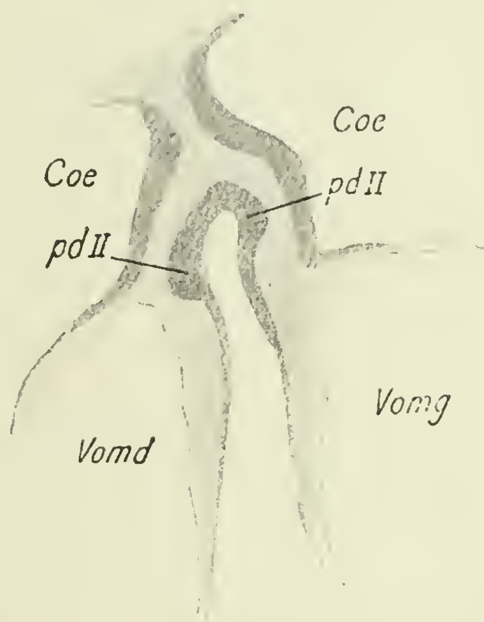


Fig. 27. — Coupe atteignant l'ébauche du pancréas dorsal au niveau de ses seconds tubercules segmentaires *pd* II.

qui appartiennent au diverticule hépatique cranial, sont situés au niveau de l'interstice formé par l'accolement des veines omphalo-mésentériques avec la paroi cœlomique. Les ventraux unis l'un à l'autre, par suite de la fusion à ce niveau des lèvres de la gouttière digestive, sont recouverts de chaque côté par les veines omphalo-mésentériques. Entre ces deux groupes d'épaississements, les parois latérales de la gouttière digestive sont relativement minces. Si l'on continue l'examen de la série, on voit le tube digestif s'ouvrir au côté ventral et se continuer avec l'entoderme appliqué sur le vitellus (fig. 25) ; à ce niveau se retrouvent plus ou moins marqués les épaississements observés sur les coupes précédentes.

Du côté droit, sont encore nettement visibles les deux épaississements longitudinaux externe et interne qui prolongent comme on le sait les diverticules hépatiques caudal et cranial. Du côté gauche, par contre, les dispositions sont un peu différentes, l'épaississement longitudinal ventral ou externe a presque complètement disparu, le dorsal ou interne bien marqué, est très étalé. Tandis que l'épaississement longitudinal dorsal du côté droit est situé dans l'interstice entre la veine omphalo-mésentérique et la paroi cœlomique, le gauche moins proéminent est surtout en rapport avec l'épithélium de la cavité générale. En réalité, à ce niveau, qui est celui de l'extrémité antérieure du graphique, on a affaire dans ces deux épaississements aux portions les plus antérieures des zones latérales ou hypocœlomiques de l'anneau hépato-pancréatique primitif. Sur toute l'étendue où elles sont en contact direct avec l'endothélium des veines omphalo-mésentériques, les parois latérales de la gouttière digestive présentent des épaississements particuliers, qui appartiennent, d'après ce qu'on a vu sur les différentes reconstructions, à la zone veineuse de l'anneau hépato-pancréatique primitif, c'est la future ébauche des pancréas ventraux *pv* : on voit sur la coupe (fig. 25) qu'elle est plus épaisse à gauche qu'à droite, où seulement une partie de cette région a été atteinte.

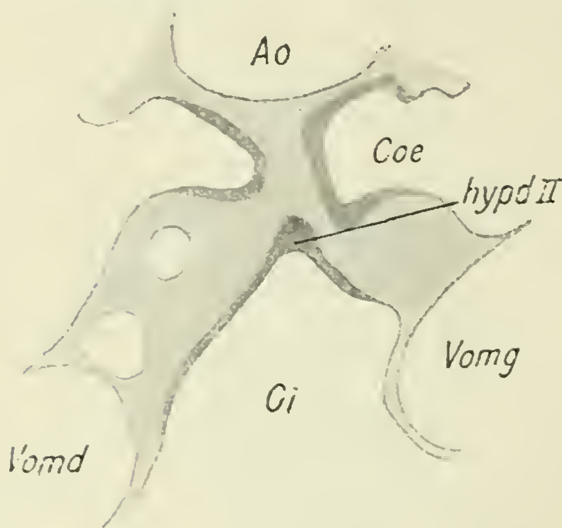


Fig. 28. — Coupe passant par le second tubercule hypocordal de l'ébauche pancréatique dorsale.

La section de la portion latérale de l'anneau hépato-pancréatique primitif, représentée figure 26, nous montre qu'à ce stade les épaississements hypocœlomiques sont venus se placer dans l'interstice entre la paroi des veines vitellines et celle du cœlome. Entre ces deux zones épaissies et sur la ligne médiane, la paroi de la gouttière intestinale est relativement mince.

L'ébauche pancréatique dorsale est atteinte sur la coupe de la figure 27. Ce qui la caractérise tout d'abord, c'est l'épaisseur plus considérable que prend la paroi de la gouttière intestinale à son

côté dorsal sur la ligne médiane. De chaque côté deux épaississements sont sectionnés. Ce sont des épaississements segmentaires ou hypocœlomiques du futur pancréas dorsal. On remarquera que celui du côté droit est plus éloigné de la ligne médiane que celui du côté gauche, qui atteint ce niveau. J'ai déjà attiré l'attention sur cette dissymétrie à propos des reconstructions. Les deux épaississements sont spécialement en rapport avec les parois épithéliales du cœlome, dont ils sont séparés par une couche de mésenchyme. L'épaississement segmentaire droit est aussi assez voisin de la veine vitelline du même côté.

La dernière coupe figurée qui se rapporte à ce stade (fig. 28) passe par la zone épaissie primitivement hypocordale du futur pancréas dorsal. A ce moment elle est en réalité hypoaortique, mais séparée de ce vaisseau et des parois épithéliales du cœlome par une couche assez épaisse de mésenchyme. Tous les épaississements du feuillet entodermique, que je viens de décrire, sont formés par la superposition d'un certain nombre de cellules rangées assez régulièrement. Au niveau de la région veineuse, on trouve dès à présent des arrangements particuliers de cellules, en rapport avec la constitution ultérieure des diverticules pancréatiques ventraux et que nous étudierons plus loin.

Dans tout ce qui précède, j'ai essayé de suivre, durant divers stades du développement de l'embryon de Canard, les épaississements de l'anneau hépato-pancréatique jusqu'à la constitution à leur dépens de formations bien caractérisées en tant qu'ébauches des glandes hépatiques et pancréatiques. On a vu également que, au dernier stade étudié, il se produisait un véritable recul de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal; ce recul a, comme on l'a vu, pour résultat d'incorporer aux diverticules hépatiques la portion la plus antérieure des épaississements hépato-pancréatiques, spécialement ces zones longitudinales qui se traduisaient par des bourrelets latéraux sur les reconstructions plastiques. Je désire dès à présent attirer l'attention sur ce fait déjà indiqué plus haut, qu'une partie des épaississements longitudinaux internes ou dorsaux, qui appartenaient aux parois latérales et antérieures de la gouttière digestive, entre, par le recul de la lèvre ombilicale antérieure, dans la constitution de l'intestin tubulé. On a vu

qu'aux caractères morphologiques de cette région néoformée du tube digestif, on pouvait reconnaître l'ébauche de l'estomac. A des stades un peu plus avancés, ces épaississements longitudinaux internes, de même que la région antérieure non pancréatique dorsale de la zone hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique, disparaîtront en se confondant dans la paroi de l'intestin gastro-duodénal, mais on les voit persister un certain temps à côté des ébauches hépatiques et pancréatiques et je signale, dès à présent, ces reliefs nettement visibles sur le moule représenté figure 6, planche XXV, et figure 7 de la même planche.

On a trouvé aussi, dans l'étude des stades précédents, l'indication des rapports entre les différents éléments de l'anneau hépato-pancréatique et les segments protovertébraux. Pendant un temps relativement long de leur développement, les différentes formations décrites, correspondent exactement soit à des intervalles protovertébraux, soit à la projection du corps de divers somites. La distance qui les sépare les unes des autres, évaluée en protovertèbres, est fixe; ainsi la lèvre ombilicale antérieure est séparée de l'extrémité craniale de la première paire des épaississements segmentaires du futur pancréas dorsal, par la distance de quatre segments mésodermiques jusqu'à l'avant-dernier stade étudié (embryon de 28 protovertèbres). Il est difficile d'admettre un glissement des feuillets l'un sur l'autre.

La correspondance exacte et persistante des épaississements segmentaires du pancréas dorsal avec la projection de corps de protovertèbres, s'élève contre cette supposition. Différents points de l'anneau hépato-pancréatique peuvent donc être considérés pendant une période assez longue du développement, comme des points fixes, à partir desquels on peut compter les protovertèbres. Le tableau I de la figure 56 résume la position de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal et des épaississements segmentaires du pancréas dorsal aux stades étudiés; j'indiquerai ailleurs comment ce graphique est construit et quelle est sa portée au point de vue de l'étude de la segmentation mésodermique.

Individualisation des ébauches hépatique et pancréatiques aux dépens des épaississements de l'anneau hépato-pancréatique.

Ébauche hépatique. — C'est au stade IV que l'ébauche du foie commence à s'individualiser aux dépens de la portion antérieure de l'anneau hépato-pancréatique. Les épaississements qui lui donnent naissance, et qui sont situés sur la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, s'avançaient tous, chez les embryons que j'ai étudiés, sur la portion du feuillet entodermique appliquée sur le vitellus et située par conséquent au bord ventral de la lèvre ombilicale. C'est dire que tous les embryons que j'ai étudiés, appartenaient au type B de développement de l'épaississement hépatique chez le Canard, type décrit par **Hildebrandt** (02 k).

Aucun des embryons aux stades jeunes que j'ai examinés n'appartenait au type A de cet auteur; je ne puis donc dire quelle serait la disposition de l'anneau hépato-pancréatique chez des embryons de ce type, je pense seulement que les portions latérales et antérieures de cette zone annulaire, spécialement les épaississements longitudinaux externes ou ventraux ne seraient pas situés au niveau des lèvres de la gouttière intestinale, mais dans les parois latérales de cette formation.

La description que je vais donner se rapporte donc uniquement au type B de **Hildebrandt** et j'ai peu de chose à ajouter au travail si intéressant de cet auteur.

Je désire seulement faire remarquer que dans les embryons que j'ai étudiés, les processus qui donnent naissance aux deux diverticules hépatiques primitifs, peuvent se ramener à des phénomènes de constriction et de soudure. Dans le cas d'embryons du type A, on aurait sans doute surtout affaire à des phénomènes de constriction.

Le diverticule hépatique caudal est seul représenté chez l'embryon du stade IV.

Sa formation avait été précédée au stade III par l'apparition de deux légères dépressions à l'extrémité antérieure des épaississements longitudinaux ventraux de l'anneau hépato-pancréa-

tique. Ces épaississements, on le sait, sont situés au niveau des lèvres de la gouttière digestive. Il s'est produit au stade V une soudure de ces lèvres, immédiatement en arrière de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal. Ainsi est constitué, par accolement des deux dépressions primitives, le diverticule hépatique caudal ou ventral. Il s'est du reste également isolé par un processus de constriction du côté dorsal. Ce diverticule est bifide et s'ouvre largement à l'extrémité ventrale de la lèvre antérieure ombilicale, par un pédicule court et aplati dans le sens dorso-ventral. Dans les parois de ce pédicule se prolongent les épaississements longitudinaux ventraux de la reconstruction graphique d'épaisseur de ce stade.

La lèvre antérieure de l'ombilic intestinal n'est plus, comme précédemment, un simple reploiement de la paroi ventrale de l'intestin céphalique sur le vitellus. C'est une crête mince suivant laquelle les deux parois latérales de la gouttière digestive viennent s'accoler et former un relief dorso-ventral, situé immédiatement en arrière du sinus veineux. Cest ce relief que j'ai considéré, dans une note préliminaire, comme homologue à la gouttière hépatique signalée par **Brouha** (98 k) chez les Oiseaux; on verra plus loin que je désire faire quelques restrictions à ce sujet.

Chez l'embryon de trente paires de protovertèbres, décrit en même temps que le stade IV à propos des reconstructions graphiques, le diverticule hépatique cranial ou dorsal a pris naissance. Il s'est constitué par deux phénomènes de constriction, l'une dorsale, l'autre ventrale. Ces deux constrictions ont porté sur une étroite crête qui dérive de la lèvre antérieure ombilicale; elles ont isolé un petit diverticule en cul-de-sac, à peu près parallèle à la direction de l'intestin gastro-duodénal, dont une forte encoche vient de l'en séparer. Dans ce diverticule est incorporée une partie de l'épaississement longitudinal interne. Une encoche apparaît aussi à ce moment au côté ventral du diverticule hépatique caudal. D'autre part, entre les deux diverticules hépatiques, s'est creusée une concavité dans la crête dérivée du bord antérieur de l'ombilic intestinal. Cette concavité intermédiaire aux deux conduits hépatiques primitifs,

s'avance moins loin du côté caudal que les deux dépressions qui limitent respectivement, au côté dorsal et au côté ventral, les diverticules cranial et caudal. Ces deux formations paraissent donc réunies par leur base à la gouttière digestive proprement dite, par un conduit très court, aplati dans le sens transversal et assez étendu dorso-ventralement. C'est à ce conduit qu'il est nécessaire à mon avis de réserver le nom de *gouttière hépatique* ou de *cholédoque primitif*. Il y a là une formation nouvelle distincte de la cavité de l'intestin antérieur et de celle de la gouttière digestive.

Je n'insiste pas ici sur la forme des diverticules hépatiques de cet embryon, j'y reviendrai à propos de l'étude des canaux excréteurs biliaires.

Chez l'embryon du stade V, la disposition de cette gouttière hépatique est presque identique à celle de l'embryon précédent, on se rappelle pourtant le recul de la base de ce cholédoque primitif par rapport aux protovertèbres. Ce recul est dû aux constrictions qui isolent de plus en plus, aux dépens des parois de la gouttière intestinale et de leurs épaississements longitudinaux externes et internes, les diverticules hépatiques caudal et cranial.

La face ventrale du diverticule hépatique caudal se complète comme précédemment, par soudure des lèvres de la gouttière intestinale au niveau des épaississements longitudinaux ventraux. Au stade V (pl. XXIV, fig. 4), j'ai fait remarquer la proéminence qui se trouve à l'extrémité ventrale du cholédoque primitif, proéminence qui est la première origine de l'ébauche cystique *Cy*.

Les cellules de la paroi des conduits hépatiques primitifs présentent aussi à ces différents stades de leur apparition, un certain nombre de figures de division, mais la formation de ces diverticules est surtout due aux processus de constriction et de soudure, qui semblent prendre pour guide les épaississements longitudinaux des parois de la gouttière digestive signalés plus haut. L'examen des moules plastiques des planches XXIV et XXV montrera aussi que, grâce aux mêmes phénomènes, l'ébauche hépatique se rapproche de l'ébauche pancréatique ventrale et en même temps de celle du pancréas dorsal.

Ébauche pancréatique dorsale. — L'individualisation de cette ébauche à la surface de la gouttière digestive est relativement simple. Elle est réalisée essentiellement par une évagination dorsale de la gouttière intestinale, qui se pédiculise ensuite. Ce phénomène débute chez l'embryon de trente paires de protovertèbres au stade IV, et sa première manifestation est le déplacement par rapport aux somites correspondants, des tubercules segmentaires et postérieurs de cette ébauche. Le processus d'évagination se produit donc au début, surtout aux dépens de la région caudale des épaississements pancréatiques dorsaux. L'extrémité caudale de ces épaississements reste fixe à ce moment par rapport aux segments mésodermiques. La succession des reconstructions plastiques figurées planches XXIV et XXV indique nettement comment l'évagination primitive, sous forme d'une gouttière pancréatique dorsale, puis d'un diverticule, s'isole à la surface du tube digestif. Par suite du phénomène de dissymétrie dont j'ai déjà parlé, on sait que les épaississements pancréatiques dorsaux n'étaient pas exactement médians, de même la gouttière pancréatique dorsale n'est pas franchement dorsale, mais légèrement inclinée sur le côté droit.

Sur ses parois, se retrouvent de chaque côté des reliefs allongés en forme de bourrelet du côté droit, mais étendus à gauche et plus semblables de ce côté à des tubercules arrondis. Il y a quatre bourrelets droits et quatre tubercules gauches ; ils dérivent des quatre paires de tubercules segmentaires et primitifs de l'anneau hépato-pancréatique. Par suite de l'obliquité considérable prise par les bourrelets droits, l'un deux, le plus postérieur, arrive à être longitudinal, il est séparé du précédent ou troisième et des tubercules gauches par une légère gouttière ; la position de ce bourrelet et l'ignorance des stades primitifs étudiés graphiquement ont fait que je l'ai considéré, dans une note préliminaire, comme une crête médiane de l'ébauche pancréatique dorsale. En réalité il n'est en rien comparable au relief médian que formaient sur la première reconstruction plastique, au stade IV, la région médiane des épaississements segmentaires gauches du pancréas dorsal. Plus tard, disons-le immédiatement, par suite de la prolifération des parois de cette gouttière pan-

créatique primitive, ces divisions très nettes encore actuellement, disparaîtront totalement, pour donner naissance à une masse irrégulière, bosselée et rattachée au tube digestif par un pédicule. Je reviendrai dans la seconde partie de ce travail sur le processus de pédiculisation.

Il est nécessaire d'indiquer rapidement ce que deviennent les tubercules hypocordaux primitifs du pancréas dorsal. Au moment de la formation de la gouttière pancréatique dorsale, ils viennent se placer dans la paroi de cette gouttière à son extrémité caudale. Confondus en une masse pleine à contours irréguliers, ils forment pendant un certain temps un relief assez considérable à l'extrémité postérieure de l'ébauche pancréatique dorsale (fig. 8, pl. XXV); ce relief est distinct de ceux décrits ci-dessus. Puis la pédiculisation de la gouttière pancréatique dorsale se produisant, ils semblent incorporés dans les épaississements épithéliaux des parois de cette ébauche et chez l'embryon de quatre-vingt-dix-huit heures (fig. 12, pl. XXVI) il sont aussi indistincts que du reste, la trace des tubercules segmentaires primitifs.

Ébauches pancréatiques ventrales. — Elles se forment, comme je l'ai annoncé, aux dépens de la zone veineuse ou pancréatique ventrale des stades étudiés. On se rappelle que cette zone présentait, sur chaque versant de la gouttière intestinale, deux portions à considérer, une principale *pv* et une accessoire *pv'*. Les deux parties, au dernier stade étudié, s'étaient du reste très fortement rapprochées l'une de l'autre, jusqu'à en arriver au contact. A ce moment on sait qu'elles se traduisaient sur les reconstructions plastiques par deux reliefs, l'un droit, l'autre gauche, qui se perdaient du côté dorsal et du côté ventral, vers les restes des épaississements longitudinaux externes et internes. L'ébauche pancréatique ventrale à ce stade, peut donc être considérée comme un bourrelet plein, fortement saillant dans sa partie moyenne et dont la hauteur diminue à ses deux extrémités. C'est aux dépens de ce bourrelet plein, que vont se constituer, suivant deux modes différents, les diverticules pancréatiques ventraux du Canard. Ces deux types de développement se trouvent souvent sur un même embryon, le premier surtout à gauche, rarement à droite. Je décrirai d'abord le premier mode,

c'est le plus simple et celui qui se rapproche le plus de ce que l'on a décrit chez les Oiseaux.

Type A. — Dans la portion la plus saillante du bourrelet formé par la zone veineuse, se creuse un petit diverticule qui communique largement avec la lumière du tube digestif. Au côté ventral et au côté dorsal de ce diverticule, se trouvent des reliefs qui appartiennent aussi à la zone veineuse. Ces reliefs



Fig. 29 à 31. — Coupes transversales d'un embryon de Canard de quatre-vingt-une heures d'incubation (Reichert, ocul. 4, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. — *pv*, ébauches pancréatiques ventrales; *ba*, bourgeons accessoires; h_1, coupe du conduit hépatique caudal dans sa portion cystique.

sont surtout accentués au côté ventral, où ils vont se perdre à la base de l'ébauche cystique.

C'est ce qui est visible du côté gauche, sur des coupes d'un embryon de Canard de quatre-vingt-une heures d'incubation, que j'ai représentées ici (fig. 29, 30 et 31). On remarquera aussi, sur ces coupes, que l'ébauche pancréatique en question est en contact intime avec l'endothélium de la veine omphalo-mésentérique gauche. L'examen de la reconstruction plastique se rapportant à l'ébauche pancréatique ventrale gauche de cet embryon, ne montre pas encore de bourgeon pancréatique ventral bien isolé.

La zone veineuse forme une saillie assez forte et bosselée, qui

se perd au côté ventral, à la base du diverticule hépatique caudal; du côté dorsal et cranial, elle semble se terminer dans l'interstice entre l'intestin gastro-duodénal et le diverticule hépatique cranial. Ses limites dorso-caudales sont nettement accusées. C'est au niveau de cette proéminence plus considérable que se trouve le diverticule indiqué ci-dessus. C'est à proprement parler l'ébauche pancréatique ventrale principale ou définitive. Les épaississements qui lui sont annexés ne

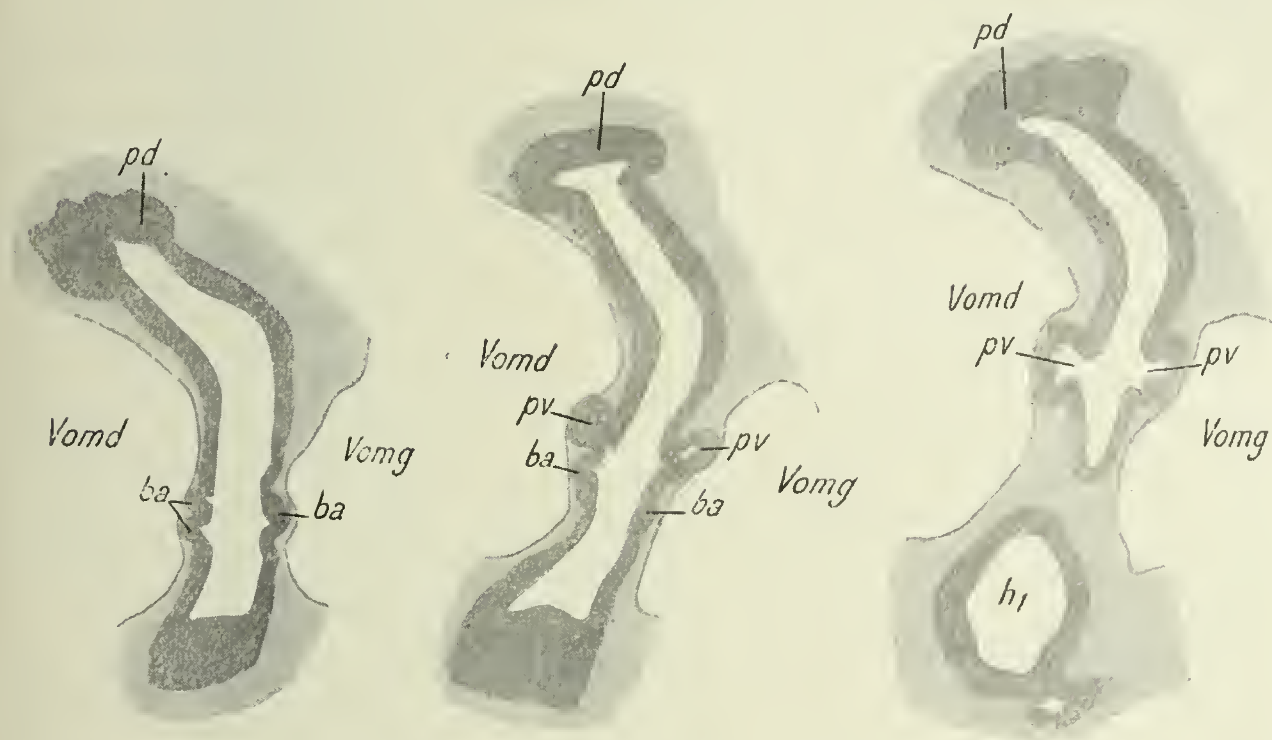


Fig. 32 à 34. — Coupes transversales d'un embryon de Canard de quatre-vingt-six heures d'incubation (Reichert, ocul. 2, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. — *pv*, ébauches pancréatiques ventrales; *ba*, bourgeons pancréatiques ventraux accessoires; h_1, coupe de la vésicule biliaire développée sur le conduit hépatique caudal primitif; *pd*, pancréas dorsal.

sont que des tubercules accessoires *ba* (pl. XXV, fig. 7 et 8).

Les premières phases d'une ébauche appartenant à un type semblable sont faciles à concevoir. Je ne dirai rien ici de la constitution de son canal excréteur, je reviendrai ultérieurement sur cette question; je tiens seulement à faire remarquer ici que le diverticule pancréatique ventral, du type A, se différencie du bourrelet de la zone veineuse, par suite de la proéminence plus considérable qu'il forme et aussi par l'atrophie des tubercules accessoires restés pleins, ou dans lesquels un rudiment de cavité s'est développé.

C'est ce que représentent les planches et les coupes des figures 32 à 34. Les ébauches pancréatiques ventrales droite et gauche de cet embryon de quatre-vingt-six heures d'incubation, sont toutes les deux du type A.

Un fait remarquable visible sur les reconstructions plastiques, c'est que le diverticule pancréatique ventral du type A prend très rapidement un aspect trilobé, dans chacun de ces lobes s'engage une portion de la lumière du diverticule. Ces évaginations secondaires sont donc branchées sur un canalicule unique, qui les réunit à la cavité du tube digestif (fig. 34).

Ultérieurement (embryon de Canard de quatre-vingt-dix heures d'incubation, fig. 10, pl. XXVI), l'ébauche pancréatique ventrale, du type A, reste une masse trilobée, située sur la paroi intestinale, immédiatement en arrière de l'abouchement du conduit hépatique cranial dans le tube digestif et au côté dorsal de la base du conduit hépatique caudal. Quant aux tubercules accessoires, ils ont complètement disparu ; la région où ils se trouvaient (comparer le moule du Canard de quatre-vingt-une heures à celui de quatre-vingt-dix heures d'incubation, pl. XXV et XXVI, fig. 7 et 10) a certainement été englobée dans la paroi des diverticules hépatiques, mais je n'ai trouvé aucune trace de ces formations passagères et rudimentaires, à aucune période du développement des conduits excréteurs du foie.

Type B. — Il faut pour étudier ce mode de constitution des ébauches pancréatiques ventrales du Canard, remonter à l'examen des coupes de l'embryon du stade V.

La zone veineuse gauche présente à ce moment un arrangement caractéristique des cellules qui la constituent.

Du côté droit (pl. XXIII, fig. 10) la zone veineuse présente aussi quelques caractères, qui la distinguent du reste de la paroi intestinale. Les noyaux des cellules qui lui appartiennent sont presque tous situés à la périphérie ; seuls quelques-uns sont proches de la lumière de la gouttière digestive. Au niveau de la coupe, entre cette zone veineuse droite et l'endothélium de la veine omphalo-mésentérique correspondante, sont des cellules mésenchymateuses, dont les limites sont parfois mal distinctes de celles des éléments de la zone pancréatique ventrale. Je n'ai pu élucider nettement, dans mes observations, la question de savoir si à ce niveau se détachent des éléments du conjonctif embryonnaire, aux dépens de la paroi entodermique.

A gauche la plupart des noyaux des cellules de la zone vei-

neuse sont également situés à la périphérie de la paroi intestinale; certains d'entre eux se rapprochent de la profondeur. Ces derniers limitent de véritables segments dans cette zone veineuse. Les uns correspondent aux diverticules pancréatiques ventraux principaux 1, 2 et 3, les autres aux tubercules accessoires *ba*.

On remarquera que de ce côté de la coupe, la zone pancréatique ventrale est en contact immédiat avec l'endothélium de la veine omphalo-mésentérique correspondante (*vomd*). Cette modification est encore plus accentuée et plus nette chez un embryon de quatre-vingt-dix heures d'incubation, dont une coupe est représentée planche XXIII, figure 9. L'ébauche pancréatique ventrale gauche de cet embryon appartient au type A. Dans la zone veineuse du côté droit *pvd*, on remarque un arrangement des noyaux, assez comparable à celui de l'ébauche pancréatique ventrale gauche de l'embryon précédent. Les noyaux cellulaires, alternativement situés superficiellement et profondément dans la paroi intestinale, limitent des régions distinctes de cette paroi. On peut en distinguer trois principales et une accessoire. Cette dernière en effet disparaîtra aux stades suivants. Dans chacune de ces régions, la cavité de l'intestin pousse un prolongement et donne ainsi naissance à trois diverticules principaux 1, 2 et 3, dont les cavités sont distinctes, mais dont les parois sont mitoyennes; ces diverticules se sont en effet creusés dans la zone veineuse, sans qu'il y ait eu de phénomène d'évagination, ou de plissement du feuillet intestinal. Au niveau du plan de section représenté sur la figure, la zone pancréatique ventrale de l'embryon étudié n'est pas directement en contact avec la paroi de la veine vitelline correspondante; une mince couche de mésenchyme (*mes*) les en sépare.

Le processus de formation de l'ébauche pancréatique ventrale du type B donne donc naissance à trois diverticules principaux distincts, les accessoires disparaissant rapidement. Ces trois diverticules prennent plus d'importance en formant une proéminence croissante à la surface du tube digestif. Tandis que leur base est commune, leur extrémité est assez bien isolée. Ainsi prend naissance une ébauche pancréatique ven-

trale trilobée, telle que celle de la planche XXVI, figure 12 (embryon de quatre-vingt-dix-huit heures) et figure 35 du texte.

A ce moment, certains embryons présentent une particularité remarquable, c'est un pont épithélial passant à travers la cavité intestinale, unissant les deux ébauches pancréatiques ventrales. J'étudierai cette formation à propos de l'évolution des canaux excréteurs des pancréas ventraux.

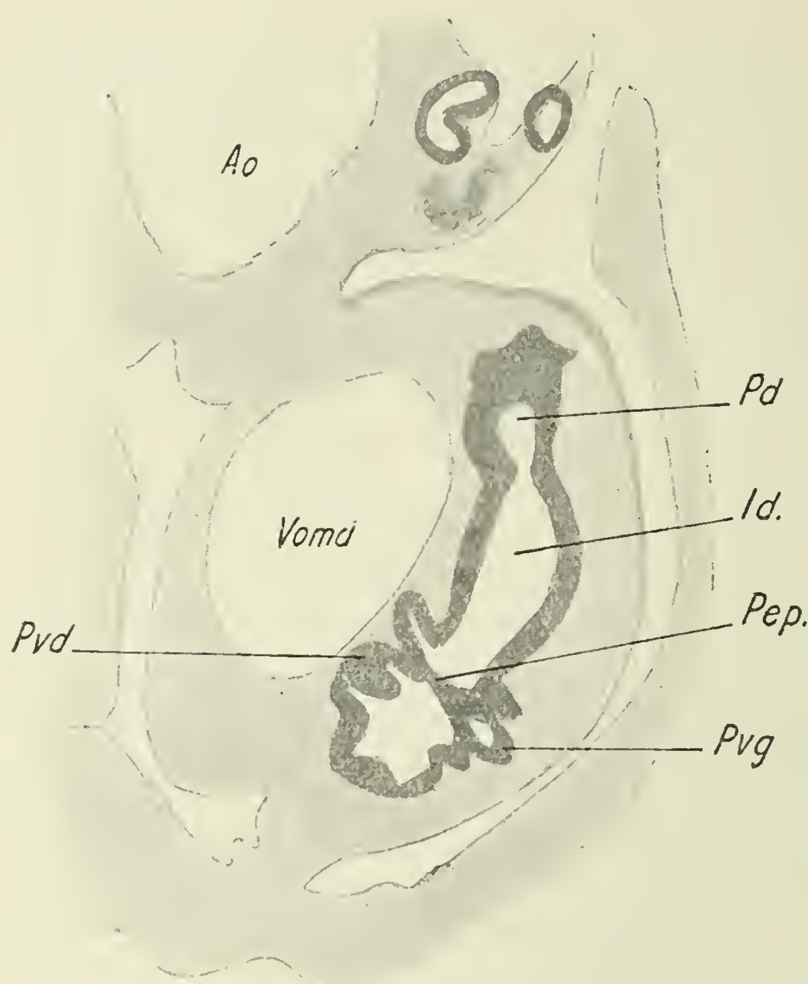


Fig. 35. — Coupe transversale d'un embryon de Canard de quatre-vingt-dix-huit heures d'incubation (Reichert, ocul. 2, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. — *Pd*, pancréas dorsal; *Id*, intestin duodénal; *Pvd*, *Pvg*, pancréas ventraux droit et gauche; *Pep*, pont épithélial unissant les deux ébauches pancréatiques ventrales.

D'après ce qu'on vient de voir, le type B du développement du pancréas ventral diffère du type A par les points suivants. Chez les embryons du premier type, il se produit d'abord une évagination de la paroi intestinale au niveau de la zone veineuse; je néglige complètement ici les tubercules accessoires. Sur cette évagination unique, se produisent ensuite trois diverticules secondaires. Dans le type B, il n'y a pas d'évagination de la paroi intestinale, mais seulement trois diverticules de la cavité digestive qui se forment dans la zone veineuse, par fissuration d'espaces intercellulaires. Dans les deux cas l'ébauche présente un aspect extérieur trilobé, presque identique. J'ajoute que j'incline à considérer le type B comme un type plus primitif de formation de l'ébauche pancréatique ventrale. Entre le type A et le type B, il y a un autre mode intermédiaire de formation des ébauches pancréatiques accessoires du Canard. Dans ce type C, un seul des diverticules prend naissance suivant le mode B, les autres naissent sur une évagination plus

précoce de l'intestin et appartiennent au type A. Je reviendrai du reste sur ces détails à propos de la constitution des canaux excréteurs, dans la suite de ce travail.

Embryons de reptiles (anguis fragilis).

Les séries de coupes qui m'ont servi à cette étude appartiennent à la collection de M. le professeur **Nicolas**. Les embryons ont été colorés en masse et sectionnés transversalement en coupes de 10 μ et 7 μ, 5 d'épaisseur.

Stade I. — *Embryon de quatre paires de protovertèbres.*

J'ai fait une reconstruction graphique d'épaisseur du feuillet entodermique de cet embryon, c'est celle de la planche XXIII, figure 1. La limite craniale de cette reconstruction est l'union de l'intestin antérieur *Ic* et de la gouttière digestive. L'extrémité antérieure de cet intestin céphalique est indiquée par une ligne pointillée, on voit qu'à ce stade il est en réalité à peine ébauché.

Le contour de l'extrémité céphalique *Rc* de l'embryon est représenté par un trait plein.

La limite caudale de la reconstruction passe à peu de distance en avant du canal neurentérique, c'est dire que ce graphique répond à peu près à la totalité du territoire du futur intestin moyen. Les limites latérales de la reconstruction, il est à peine besoin de le dire, sont celles du feuillet entodermique purement embryonnaire, au niveau de la zone où il se continue avec l'entoderme appliqué sur le vitellus.

Le graphique présente à considérer deux groupes d'épaississements principaux *Zc*, bien déterminés et situés longitudinalement de chaque côté de la ligne médiane. A l'extrémité craniale du graphique, ces deux zones épaissies se fusionnent entre elles sur la ligne médiane. Elles présentent du reste à ce niveau une épaisseur assez considérable. En les suivant dans une direction cranio-caudale, voici ce qu'on observe. Cette épaisseur décroît dans une assez faible étendue pour redevenir assez considérable. A ce niveau apparaissent deux plages fort épaisses, dont la droite est la mieux marquée et la plus étendue. En ce point

les épaississements du feuillet entodermique s'étalent de chaque côté, assez loin de la ligne médiane, *H*. Je reviendrai dans un instant sur les détails que présentent ces régions latérales. A partir des deux plages d'épaisseur considérable, que je viens de signaler, cette dimension des deux zones latérales va en diminuant progressivement jusqu'à un certain point du graphique, où se jette, à travers la zone médiane de faible épaisseur, une double union entre les zones épaisses latérales. En arrière de ce niveau, elles sont nettement distinctes l'une de l'autre et ne s'unissent plus désormais que dans les épaississements entodermiques du futur intestin caudal, où elles se perdent. Cette dernière région n'est pas reconstruite sur le graphique. En arrière de leur union sur la ligne médiane, les zones épaissies latérales *Zc* présentent encore à considérer un certain nombre de reliefs, dont les plus antérieurs seuls sont importants.

La projection du corps des quatre premiers somites est indiquée aussi sur la reconstruction; on remarquera que les intervalles entre les plages les plus épaissies des zones latérales coïncident assez exactement avec les intervalles des protovertèbres. La segmentation des épaississements du feuillet entodermique correspond donc, d'une façon moins nette que chez le Canard, il est vrai, à celle du feuillet moyen. Dans la région antérieure de la reconstitution, se trouvent séparés de la ligne médiane, par l'extrémité craniale des zones latérales épaissies, deux groupes d'épaississements. Celui du côté droit est formé par trois petites plages arrondies *th*, dont l'antérieure est la plus marquée et dont la direction est parallèle à celle de la zone épaissie latérale correspondante. Ces trois plages épaissies sont du reste réunies aux épaississements plus voisins de la ligne médiane, par une zone de moindre épaisseur.

Du côté gauche, il y a aussi trois épaississements distincts *th*, situés l'un derrière l'autre, mais sans la régularité de ceux du côté opposé. Le plus marqué est le postérieur. Comme à droite, ce sont des points différenciés d'une zone de moindre épaisseur, continue avec la zone longitudinale droite. Il est nécessaire dès à présent de donner un nom à ces différents épaississements, pour rendre la suite de la description plus claire. En avant de

la première paire de protovertèbres, les deux zones épaissies latérales présentent trois épaississements différents. Le premier confine de chaque côté de la ligne médiane à la limite du graphique; dans la suite du développement de l'embryon, il sera incorporé dans la paroi de l'intestin céphalique. Le second se caractérise surtout par sa forte épaisseur; quant au dernier, qui confine à la limite antérieure de la première paire de protovertèbres, il est moins accentué que le précédent. A ces deux derniers épaississements, correspondent les petites plages épaissies qui se remarquent à leur côté externe sur la reconstruction graphique.

De même que les zones longitudinales, ces épaississements moins marqués *th* présentent aussi une véritable segmentation longitudinale. Tandis que les zones latérales *Zc* sont en rapport, comme on le verra sur les coupes, avec la portion la plus interne du mésoderme et sont ainsi comparables aux zones hypocœlomiques des embryons de Canard, les trois plages épaissies bilatérales *th* seront incorporées ultérieurement dans la gouttière hépatique. Ces trois épaississements peuvent dès à présent recevoir le nom d'épaississements hépatiques; ils seront tous inclus en effet dans l'ébauche du foie. Le dernier ou le plus postérieur, qui n'est bien marqué à ce stade que du côté gauche, sera situé dans la suite à la partie postérieure de la gouttière hépatique, il est possible de lui donner désormais le nom de *tubercule cystique*. Au niveau de ce tubercule, qui serait certainement à peine distinct sur une reconstruction plastique, tant il est mal délimité du reste des épaississements entodermiques de cette région, les zones longitudinales ou hypocœlomiques s'étalent transversalement et envoient un contrefort assez épais à droite, plus mince à gauche, mais différencié de ce côté sous forme d'une petite plage ovalaire (*pv*). Ces deux contreforts, à direction perpendiculaire aux tubercules hépatiques et aux zones épaissies longitudinales, prendront une importance plus considérable aux stades que je vais étudier, et contribueront à la formation des ébauches pancréatiques ventrales : ce sont les épaississements pancréatiques ventraux (*pv*), comparables aux épaississements transversaux ou veineux de l'embryon de

Canard. Les épaississements hépatiques *H*, correspondraient à la zone épaissie longitudinale externe ou ventrale h_1 des graphiques du même Oiseau. Quant aux portions très épaissies, bien marquées surtout à droite, qui sont au niveau de cette région hépatique, elles rappellent entièrement la zone longitudinale interne ou dorsale du Canard, aux dépens de laquelle prenait naissance le diverticule hépatique cranial ou dorsal, qui n'est pas représenté chez l'*Anguis*. On se souvient aussi que les dernières traces de cette région se retrouvaient dans l'ébauche de l'estomac de l'Oiseau ; on verra que chez le Reptile étudié, il en est de même.

J'ai dit plus haut que la région des zones épaisses latérales ou hypocœlomiques, qui était sous-jacente aux protovertèbres, présentait une vague apparence segmentaire, comparable à celle du mésoderme.

Par des considérations qui reposent surtout sur l'examen du développement des protovertèbres et que je justifierai plus loin (se reporter dès à présent au graphique II de la figure 56), je crois qu'il faut rapporter ces épaississements segmentaires (*pd* I, II, III et IV) à la future ébauche pancréatique dorsale. Comme chez le Canard, l'ébauche du pancréas dorsal correspondrait à quatre paires de somites et présenterait une segmentation homologue à la segmentation générale de l'embryon.

A ce stade, il n'y a pas de formation comparable à l'anneau hépato-pancréatique des embryons de Canard; les différents épaississements, qui contribueront à édifier l'ébauche des deux principales glandes annexes de l'intestin moyen de l'*Anguis*, sont situés à ce moment en deux paires de rangées distinctes et longitudinales, séparées l'une de l'autre, sur la ligne médiane, par une portion mince du feuillet entodermique. Cette disposition est comparable à celle présentée par l'embryon de Canard de onze paires de protovertèbres, que j'ai rattaché au stade II.

Les figures 36, 37 et 38 représentent des coupes de l'embryon d'*Anguis* du stade I, passant à différents niveaux reconstruits sur le graphique. La première a atteint les premiers de ces épaississements hépatiques qui sont les plus antérieurs (*th*), ils sont situés sur les côtés de l'embryon et se continuent avec l'entoderme, qui appartient plus spécialement à ce niveau aux replis

amniotiques latéraux. Tandis que ces épaississements hépatiques sont peu accentués surtout du côté gauche, les zones latérales ou hypocœlomiques font une saillie considérable de chaque côté de la corde dorsale, dans un interstice formé par le mésoderme, en dedans par le mésenchyme axial qui se continue en certains endroits, notamment au côté droit de la coupe, sans ligne de démarcation précise avec le mésoderme. La seconde coupe (fig. 37) intéresse les épaississements pancréatiques ventraux (*pv*), dérivés des zones latérales ou hypocœlomiques.

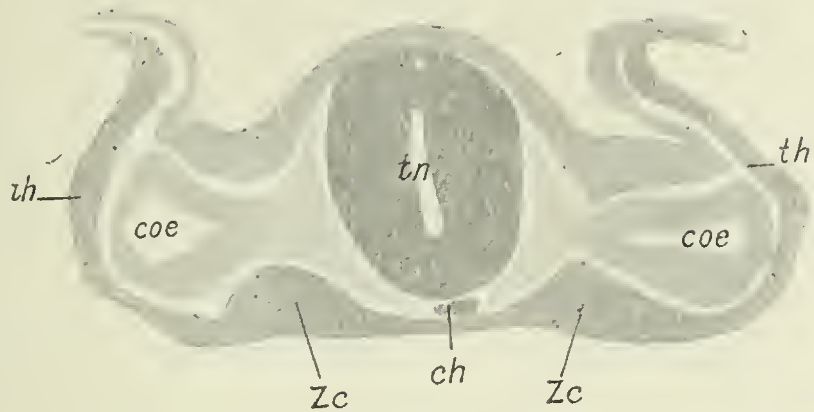


Fig. 36. — Coupe transversale d'un embryon d'*Anguis fragilis* de 4 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. La coupe a atteint le premier tubercule hépatique, *th*. En *Zc* les zones hypocœlomiques.



Fig. 37. — Coupe du même embryon passant par les zones pancréatiques ventrales *pv*.

La dernière coupe représentée (fig. 38) passe par les épaississements segmentaires du futur pancréas dorsal. Comme on peut le remarquer, ils sont séparés sur la ligne médiane par une zone mince du feuillet entodermique et sont sous-jacents à la lame protovertébrale.

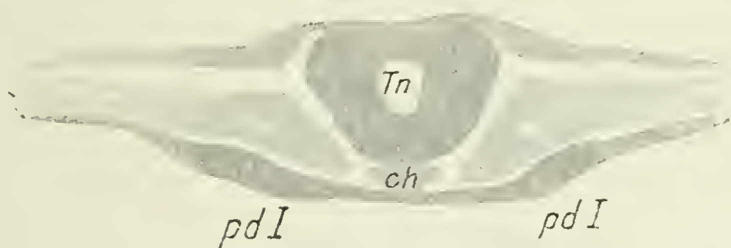


Fig. 38. — Coupe du même embryon passant par le premier tubercule segmentaire du pancréas dorsal *pd* I.

STADE II. — *Embryon d'Anguis fragilis de dix paires de protovertèbres.*

La reconstruction de la figure 2, planche XXIII, est la représentation graphique des épaisseurs du feuillet entodermique de cet embryon, dans la région intestinale moyenne. La limite antérieure de ce graphique serait un plan passant par

l'union entre l'intestin antérieur ou tubulé et la gouttière intestinale. L'extrémité antérieure du graphique atteint donc le niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestino-vitellin. La limite postérieure de la même reconstruction se place un peu en arrière de la dernière paire de protovertèbres. A ce stade l'extrémité caudale de l'embryon s'est considérablement allongée. Le graphique s'arrête à une distance assez grande de la trace du canal neurentérique.

Ce qu'il y a de caractéristique dans ce graphique, c'est que les épaississements du feuillet entodermique se localisent exactement dans la région, qui se transformera ultérieurement en tube digestif, la gouttière intestinale. Les parois de cette gouttière se distinguent donc nettement de l'entoderme appliqué sur le vitellus. A la partie postérieure de la reconstruction, on voit pourtant cette zone intestinale épaissie et unique se diviser en deux zones latérales *Zc*, séparées sur la ligne médiane par une zone plus mince. L'épaississement intestinal proprement dit s'est constitué par la fusion, à ce stade, des zones épaissies latérales du premier embryon étudié. Cette coalescence ne s'est pas encore faite dans la région postérieure de l'embryon, comme on le voit à l'extrémité caudale de la reconstruction. L'épaississement intestinal présente un certain nombre de détails à étudier, ce sont des zones plus épaisses à limites plus ou moins nettes. Tout d'abord, il faut remarquer que l'épaississement intestinal est très étalé dans le sens transversal, dans la partie de la reconstruction qui correspond à la région antérieure de l'ombilic intestinal. A ce niveau, il faut rechercher la trace des épaississements hépatiques et pancréatiques ventraux du stade précédent. Par suite de l'accroissement de l'intestin antérieur, par un phénomène de soudure des lèvres de la gouttière digestive dans la région antérieure, les deux premiers des trois épaississements hépatiques du stade précédent sont venus s'unir l'un à l'autre en une masse unique épaisse, qui forme à ce moment la lèvre antérieure et médiane de l'ombilic intestinal. Seul, celui qui se trouvait du côté droit est encore un peu visible sur la reconstruction (*th*). Immédiatement en arrière de lui est une petite plage arrondie, qui représente le second des épaississe-

ments hépatiques (*th*). Du côté gauche la plaque épaissie homologue a une assez grande importance; de même aussi et de chaque côté, ces derniers des trois épaississements hépatiques ou tubercules cystiques.

Ces derniers sont réunis aux zones épaissies longitudinales par une bande épaissie transversale, qui appartient à la future ébauche pancréatique ventrale gauche *pv*. Cette zone très étroite à droite est pourtant plus distincte et plus épaisse qu'à gauche.

Dans toute cette région, c'est-à-dire depuis l'extrémité antérieure de la reconstruction jusqu'à l'épaississement transversal ou pancréatique ventral, les zones épaissies longitudinales ou hypocœlomiques *Zc* sont bien marquées, d'épaisseur assez considérable, régulière à droite, tandis qu'à gauche cette formation présente un certain nombre de petits tubercules.

Je tiens à faire remarquer, dès à présent, que ces zones épaissies paramédianes sont sous-jacentes aux deux premiers segments protovertébraux. Elles peuvent donc bien être assimilées aux régions hypocœlomiques de l'anneau hépato-pancréatique du Canard, spécialement à la partie antérieure de ces zones. Quant aux épaississements hépatiques et pancréatiques ventraux, à ce stade ils répondent parfaitement, pour leurs rapports avec les organes voisins également, aux zones épaissies longitudinales externes ou ventrales et transversales ou veineuses du Canard.

Des épaississements longitudinaux, situés de chaque côté de la ligne médiane, continuent en arrière les deux zones hypocœlomiques décrites plus haut.

En certains points, ces bandes relativement étroites présentent de petites saillies arrondies; l'une d'elles, la gauche, s'arrête à peu de distance de la limite postérieure de la reconstruction, l'autre se prolonge jusque vers la région intestinale caudale. Dans toute l'étendue où ces épaississements correspondent aux quatre paires de segments protovertébraux, qui font suite à celle qui est située au niveau des épaississements pancréatiques ventraux, c'est-à-dire au-dessous des troisième, quatrième, cinquième et sixième paires de somites, ils appartiennent à la future ébauche pancréatique dorsale *pd* I, II, III et IV.

Les raisons qui me font attribuer à cette région la valeur d'une première formation appartenant au pancréas dorsal, sont surtout fondées sur les rapports de ces épaississements avec certaines protovertèbres. Ils ne se distinguent pas particulièrement en effet de ceux qui les prolongent en arrière sur la reconstruction. Il faut aussi indiquer qu'ils s'unissent l'un à l'autre par deux bandes étroites, qui traversent une zone médiane plus mince. L'une de ces zones est située au-dessous du corps des troisièmes protovertèbres, l'autre, la caudale, au niveau de l'intervalle entre la cinquième et la sixième paires de protovertèbres. Tous ces différents épaississements dérivent évidemment des différentes zones décrites au stade précédent; mais sur la reconstruction que nous étudions actuellement, un nouvel élément est apparu. C'est une série d'épaississements médians *Hych*, peu étalés en largeur, plus ou moins accentués et assimilables dans la région antérieure de la reconstruction à une crête unique longitudinale, proéminant en un certain nombre de petits tubercules. A partir de la seconde paire de protovertèbres, jusqu'à la huitième où ces épaississements disparaissent, ils se présentent comme de petits tubercules médians, les uns arrondis, les autres allongés dans une direction cranio-caudale. Pour faciliter le reste de la description, j'attribuerai, dès à présent et par suite de ses rapports, à cette série d'épaississements le nom de zone épaissie hypocordale. On voit, d'après la reconstruction, que toute une région de cette zone hypocordale, spécialement celle qui se présente sous forme de crête, est située en avant de la portion des épaississements latéraux appartenant à la future ébauche pancréatique dorsale. Entre les deux zones segmentaires de cette ébauche, la zone hypocordale est représentée par un certain nombre de tubercules isolés les uns des autres; il faut aussi rattacher à cette zone hypocordale la partie médiane des deux points d'union entre les épaississements segmentaires et latéraux du pancréas dorsal.

Bien que ces faits soient moins nets que chez le Canard, l'embryon d'*Anguis* que nous étudions présente aussi un véritable anneau hépato-pancréatique. Voici comment est constituée cette formation. En avant, les premiers des deux épaississements

hépatiques, droits et gauches, se sont fusionnés sur la ligne médiane, au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal.

L'épaississement impair et médian qui résulte de cette fusion, forme la portion la plus antérieure de l'anneau hépato-pancréatique. Les parties latérales de cet anneau sont constituées par les seconds épaississements hépatiques et les troisièmes ou tubercules cystiques. Ces derniers sont réunis aux zones hypocœlomiques, comme on peut le voir nettement sur le graphique, surtout du côté droit, par une bande étroite et épaisse qui est une zone pancréatique ventrale (*pv*). La portion pancréatique dorsale des zones hypocœlomiques forme les parties latérales de l'anneau hépato-pancréatique. Cet anneau, fermé une première fois sur la ligne médiane par le pont épaissi antérieur, est fermé une seconde fois en arrière, par le second épaississement transversal et médian. Si l'on se rappelle que j'ai considéré, comme appartenant en propre à l'ébauche pancréatique dorsale, la région des zones épaissies latérales qui va de la troisième à la septième protovertèbre, c'est-à-dire qui est sous-jacente à quatre paires de somites, on voit que l'anneau hépato-pancréatique n'est pas fermé sur la ligne médiane à l'extrémité caudale des zones latérales de cet anneau, mais en deux points indiqués plus haut et dont le postérieur est situé encore à la distance d'un somite de la limite toute théorique du reste à ce stade, de la future ébauche du pancréas dorsal.

L'étude des coupes de cet embryon va nous renseigner sur les rapports plus précis des différents éléments de cet anneau hépato-pancréatique.

Tout d'abord, je dois signaler l'aspect que présente, en coupe transversale, la région du tube digestif de cet embryon, voisine de la gouttière digestive. Les dispositions sont à peu près les mêmes que chez un embryon de Canard du même nombre de somites. Les parois latérales et ventrales de l'intestin céphalique sont très épaisses et séparées sur la ligne médiane dorsale par une région plus mince. C'est à ce niveau et directement sous la corde, que se trouve une petite crête assez épaisse déjà signalée par M. **Prenant** (98 k) sous le nom d'hypocorde; mais cet auteur ne l'a pas décrite à des stades aussi primitifs, que celui que

j'étudie en ce moment et l'épaississement hypocordal de cet embryon est plutôt comparable à ceux décrits chez le Canard par M. **Nicolas** (99 m).

Le plan de section des coupes n'étant pas tout à fait parallèle à la portion médiane de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, c'est-à-dire à cette région de la paroi ventrale de l'intestin antérieur qui se réfléchit sur l'entoderme, l'épaississement assez

Fig. 39 à 43. — Coupes transversales d'un embryon d'*Anguis fragilis* de 10 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5.

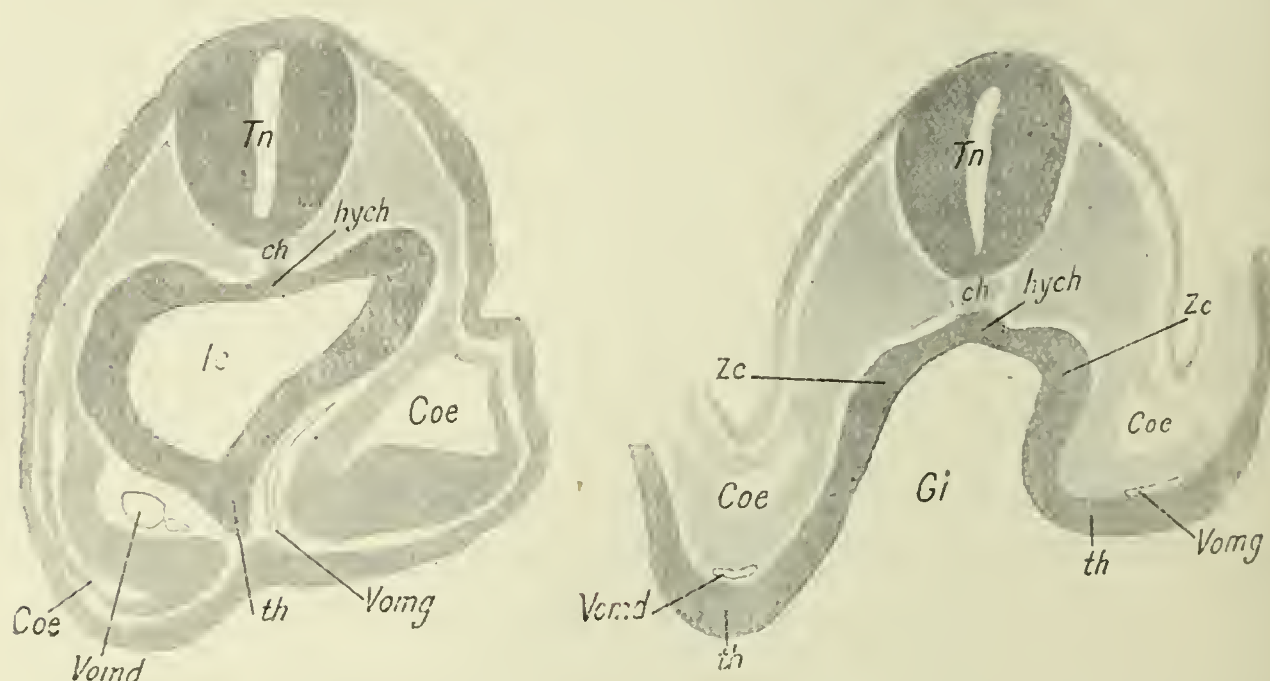


Fig. 39. — Tout en passant encore par l'intestin céphalique *Ic*, la coupe atteint déjà l'extrémité antérieure des épaississements hépatiques *th*.

Fig. 40. — Coupe passant par l'extrémité antérieure de la gouttière digestive et intéressant le second des tubercules hépatiques *th*.

considérable de la paroi inférieure de l'intestin, observable sur la figure 39, en contact avec l'entoderme vitellin, appartient à cette lèvre ombilicale. Il résulte de la fusion, sur la ligne médiane, des deux premiers épaississements hépatiques (*th*) ; quelques coupes plus loin, la gouttière digestive est largement ouverte sur le vitellus (fig. 40). On remarque à la partie dorsale de cette gouttière, comme du reste sur les coupes des figures 41 à 43, un épaississement hypocordal assez net. Bien que passant à une certaine distance l'une de l'autre (environ 10 coupes), les sections représentées sur les figures 40 et 41 sont assez comparables. La première intéresse la gouttière intestinale directement en arrière de l'*aditus anterior*, point de terminaison caudal de l'intestin céphalique. Les épaississements latéraux (*Zc*) des

parois de cette gouttière, séparés de l'hypocorde (*hych*) par une étroite zone mince, font donc partie des zones hypocœlomiques longitudinales, signalées plus haut sur la reconstruction graphique. Au niveau du pli de l'entoderme qui forme la limite entre

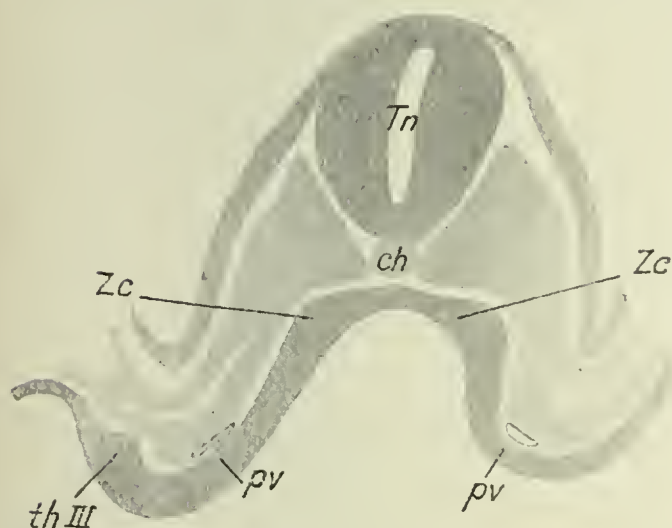


Fig. 41. — Coupe intéressant le troisième tubercule hépatique droit *th* III et les zones pancréatiques ventrales *pv*.

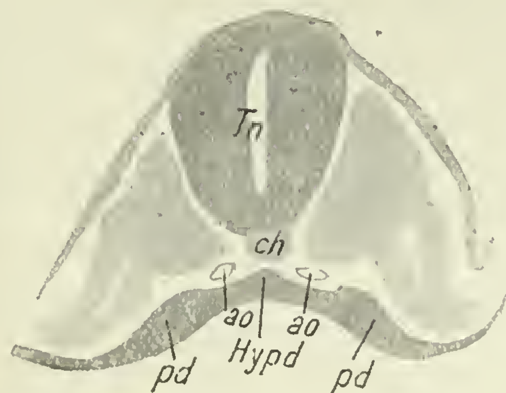


Fig. 42. — Coupe passant par les différents épaississements pancréatiques dorsaux, les zones hypocœlomiques *pd* et la crête hypocordale *Hypd*.

la gouttière intestinale et le feuillet appliqué sur le vitellus, on remarque un nouvel épaississement. Il est surtout accentué à droite et se trouve en contact direct avec l'ébauche de la veine omphalo-mésentérique, c'est la section de la seconde paire d'épaississements hépatiques (*th*). Dans la coupe suivante (fig. 41) qui est presque comparable à la précédente pour l'aspect des parois de la gouttière digestive, mais qui passe par le troisième des épaississements hépatiques ou tubercule cystique (*th* III), on remarque que ce tubercule cystique n'est pas séparé du feuillet splanchno-pleural du mésoderme par l'ébauche de la veine omphalo-mésentérique. Les quelques cellules mésenchymateuses qui représentent cette ébauche, sont plus rapprochées de la ligne médiane, c'est là que se remarque la section de l'épaississement veineux ou pancréatique ventral *pv*.

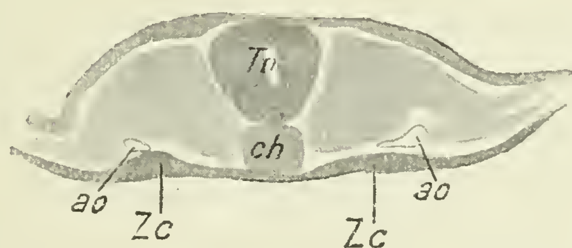


Fig. 43. — Coupe passant en arrière de l'ébauche pancréatique dorsale et montrant la prolongation du côté caudal des épaississements hypocœlomiques *Zc*.

La figure 42 montre quel aspect prennent en coupe les épaississements bilatéraux appartenant à la future ébauche du pancréas dorsal *pd*. Ils sont séparés sur la ligne médiane par une

petite crête hypocordale (*Hypd*), et sont en contact avec la portion la plus interne de la masse mésodermique, lames protovertébrales et intermédiaires. La dernière coupe figurée (fig. 43) appartient à cette région de l'extrémité postérieure de la reconstruction graphique, où l'épaississement hypocordal n'est plus représenté. L'entoderme est encore épaissi à ce niveau en deux bandes longitudinales (*Zc*), qui prolongent celles où se différenciera le pancréas dorsal et qui comme les précédentes sont en rapport avec les lames protovertébrales.

L'épaississement hypocordal semble s'arrêter au niveau du point où le feuillet entodermique n'est pas encore déprimé dans la région embryonnaire, en une gouttière digestive. La crête hypocordale est plus tardive que ces zones épaissies bilatérales déjà signalées au stade précédent; son apparition semble en connexion étroite avec la formation de la gouttière intestinale dans la région moyenne de l'entoderme digestif. Cette formation n'a été décrite chez les Reptiles que dans la région branchiale par M. **Prenant** (98 m). Dans la région intestinale moyenne, elle correspond donc à l'hypocorde du tronc signalée chez les Poissons et les Amphibiens.

Stade III. — *Embryon d'Anguis fragilis de 28 paires de protovertèbres.*

Je décrirai tout d'abord la reconstruction graphique d'épaisseur de la figure 3, planche XXIII. L'épaisseur des coupes qui ont servi à l'établir était de 7 μ, 5. Le grossissement employé a été de 133 diamètres. Les dispositions que présentent cette reconstruction, sont apparemment très différentes de celles du stade précédent, principalement pour la raison suivante : l'ébauche du foie a pris une forme que j'indiquerai en décrivant l'aspect des coupes. De plus il s'est produit une torsion de l'embryon sur l'axe longitudinal, dans la région céphalique. Cette torsion a entraîné comme chez le Canard des phénomènes de dissymétrie dans les principaux détails du feuillet entodermique intestinal. D'autre part le stade auquel nous sommes arrivés est voisin de celui où apparaîtront des ébauches pancréatiques ventrales et dorsale, bien isolées sous forme de diverticules tels que **Choronshitzky** (99 j) les a décrites.

Il est facile de retrouver sur le graphique, ce qui va se transformer en ces différents rudiments d'organes. La limite antérieure du graphique passe immédiatement en arrière de la gouttière hépatique, qui est nettement constituée à ce moment.

Les deux épaississements assez accentués et latéraux qu'on rencontre immédiatement à la partie antérieure de la reconstruction, sont les tubercules cystiques des stades précédents. La gouttière hépatique a pris naissance par fusion sur la ligne médiane des lèvres de la gouttière digestive, au niveau du premier et du second tubercule hépatique. Sur la ligne médiane au même niveau, se remarque une crête hypocordale assez peu accentuée du reste. Les deux épaississements pancréatiques ventraux (*pv*) sont l'un et l'autre mal limités et fusionnés au tubercule cystique, surtout à gauche. Ils répondent à la huitième paire de protovertèbres. Immédiatement en arrière de ce niveau se trouve toute une région épaissie assez confuse du feuillet entodermique embryonnaire. C'est la région pancréatique dorsale (*pd* I, II, III et IV); elle s'étend de l'intervalle entre le huitième et le neuvième somite et s'étend jusqu'au-dessous du douzième. Elle est donc située au-dessous de quatre paires de protovertèbres comme chez le Canard.

A une observation superficielle, il n'y a pas, à ce stade, d'anneau hépato-pancréatique isolé, mais seulement une zone épaissie du feuillet intestinal, qui se perd en avant dans l'ébauche hépatique non reconstruite sur le graphique; cette zone s'individualise sur les côtés, dans les épaississements pancréatiques ventraux et passe sur la ligne médiane au côté dorsal du futur intestin, sous forme d'épaississement pancréatique dorsal.

A ce stade les futures ébauches du foie et du pancréas sont donc plus ou moins confondues. Il y a réellement, tout autour de la gouttière digestive, une véritable zone annulaire hépato-pancréatique. Je ferai remarquer que, contrairement à ce qui se passe chez le Canard, le développement de l'anneau hépato-pancréatique de l'*Anguis*, ébauché seulement au stade précédent, est passablement tardif. D'autre part, tandis que chez les embryons de Canard, cet anneau est oblique, très étalé en

arrière, c'est-à-dire que sa portion médiane et postérieure est séparée de l'antérieure par un nombre considérable de segments protovertébraux, il n'en est pas de même chez le Reptile étudié.

Je dois maintenant analyser, dans la portion pancréatique dorsale de l'anneau, les différents épaississements qui le constituent. C'est surtout à ce point que l'asymétrie entre les deux parois latérales de la gouttière digestive est accentuée. J'ai dit plus haut à quoi j'attribuais cette asymétrie. La crête hypocordale de cette région (*hych*) est située à droite de la ligne médiane et obliquement dirigée; en avant, elle se perd dans une plage épaisse qui se prolonge jusqu'à l'épaississement cystique droit. Du côté caudal, elle se rapproche de la ligne médiane et l'atteint après une légère interruption sous forme d'une petite plage ovalaire du graphique (*hych'*).

On a vu, au stade précédent, que l'ébauche pancréatique dorsale était principalement constituée par deux bandes longitudinales épaissies, situées de chaque côté de la ligne médiane; c'étaient les zones hypocœlomiques ou segmentaires du pancréas dorsal. Celle de droite, sur le graphique du stade III est unie, comme au stade précédent, au tubercule cystique par l'intermédiaire de la zone pancréatique ventrale droite. Cette zone hypocœlomique droite est assez épaisse et étalée dans le sens transversal, au-dessous des neuvième et dizième protovertèbres; au-dessous de la onzième, elle est plus mince, mais se relève néanmoins en deux petites plages arrondies. Au-dessous de la douzième protovertèbre son épaisseur tombe; on peut considérer comme lui appartenant encore un petit épaississement arrondi, situé près de l'intervalle entre la douzième et la treizième protovertèbre du côté droit.

A gauche, cette région hypocœlomique du pancréas dorsal est plus déplacée que celle de droite. Elle commence en avant par un petit amas arrondi, situé juste au-dessous de la ligne médiane, qui semble prolonger la direction de la crête hypocordale. A ce niveau elle s'unit à la zone pancréatique ventrale du même côté; ce premier épaississement est situé au niveau de la projection de la neuvième paire de protovertèbres. En dessous de la dixième protovertèbre gauche, la même zone qui est

un peu en dehors de la ligne médiane, présente encore un épaississement identique. De même au niveau de la onzième. Ce dernier petit tubercule est contigu à celui qui termine en arrière la crête hypocordale. Ainsi que la zone hypocœlomique droite, celle du côté gauche perd subitement son épaisseur au-dessous de la douzième protovertèbre, mais au niveau de la ligne médiane; on peut lui rattacher encore un petit épaississement homologue de celui du côté droit, par rapport à l'intervalle entre le douzième et le treizième somites gauches. Comme on peut s'en rendre facilement compte d'après l'examen du graphique, l'épaississement hypocordal qui se continuait au stade précédent tout le long de la région hépato-pancréatique et même plus en arrière, a disparu à ce stade dans la moitié postérieure de la région pancréatique dorsale.

En arrière de cette région, l'entoderme qui tapisse les parois de la gouttière intestinale présente une épaisseur qui le distingue du feuillet étalé sur le vitellus et qui ne participera pas à la formation du tube digestif. Çà et là, irrégulièrement disposés sur cet épaississement qui est né de la fusion sur la ligne médiane des deux bandes épaissies longitudinales du stade précédent, se trouvent de petits épaississements arrondis; quelques-uns, dans les limites de la reconstruction qui s'arrête environ au milieu du futur intestin moyen, sont situés directement sur la ligne médiane, et dérivent peut-être des petits amas hypocordaux du stade II; mais il n'y a plus dans toute cette région, comme chez l'embryon précédent, de formation hypocordale bien isolée. On la retrouverait du reste encore marquée près de la région caudale, où chez des embryons plus avancés, elle disparaîtra également. Si, comme je l'ai dit précédemment, on considère cette mince zone épaissie hypocordale comme comparable à l'hypocorde du tronc des Vertébrés inférieurs, elle ne semble persister chez l'*Anguis*, comme du reste chez le Canard, que dans sa portion en rapport avec les régions latérales ou hypocœlomiques de l'ébauche pancréatique dorsale.

J'ai indiqué par des traits en pointillé sur la reconstruction graphique, les zones suivant lesquelles le feuillet entodermique intestinal est directement en contact avec l'épithélium du cœlome.

Entre ces deux zones, en est une médiane qui n'est plus directement en rapport avec la corde dorsale, mais qui est en contact immédiat avec les deux aortes. En dehors de la zone purement hypocœlomique, se trouvent les vaisseaux veineux omphalo-mésentériques.

L'examen des coupes de cet embryon nous renseignera sur l'aspect et les rapports en section transversale des différents éléments de la reconstruction d'épaisseurs.

Tout d'abord, je dois m'attacher à retrouver la position occupée à l'heure actuelle par les épaississements hépatiques du stade II, qui ne sont pas compris dans la reconstruction graphique que je viens de décrire.

Il est nécessaire de se rendre un compte exact des dispositions présentées au niveau de l'union entre l'intestin antérieur tubulé et la gouttière intestinale.

Dans sa portion caudale, l'intestin céphalique prend en coupe transversale l'aspect d'un tube aplati latéralement, allongé dans le sens dorso-ventral. Sa section est à peu près ovalaire. Il est situé à ce niveau au côté dorsal de l'ébauche cardiaque. Au niveau de l'extrémité postérieure ou veineuse de cette ébauche, au côté dorsal du *sinus venosus*, sa forme se modifie; sa cavité se renfle du côté ventral (fig. 44). La paroi de cette région qui n'existait pas au stade précédent et qui s'est formée par rapprochement des bords de la gouttière digestive dans sa région antérieure, contient les seconds des épaississements hépatiques primitifs (*th* II). On se rappelle que chez l'embryon du stade II, les deux premiers de ces épaississements étaient unis l'un à l'autre au niveau du reploiement de la paroi ventrale de l'intestin antérieur sur le vitellus. La lèvre antérieure de l'ombilic intestinal commençait à se transformer en gouttière hépatique. A ce moment les seconds épaississements hépatiques appartenaient encore aux parois latérales de la gouttière digestive. Par suite de l'allongement de l'intestin antérieur par fusion des lèvres de cette gouttière, les épaississements en question sont venus se placer sur la paroi ventro-latérale de l'intestin tubulé néoformé, comme on peut le remarquer sur la reconstruction. C'est là la première apparition de la gouttière

hépatique proprement dite décrite par **Brachet** (96 j) chez *Lacerta muralis*, et les épaississements hépatiques incorporés à ses parois sont la première ébauche du futur tissu épithélial hépatique. On remarquera aussi à propos de cette incorporation dans la paroi du tube intestinal des épaississements hépatiques décrits aux deux premiers stades, que l'union entre l'intestin tubulé et la gouttière digestive, séparée sur la reconstruction du

Fig. 44 à 47. — Coupes transversales d'un embryon d'*Anguis fragilis* de 28 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 4, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5.

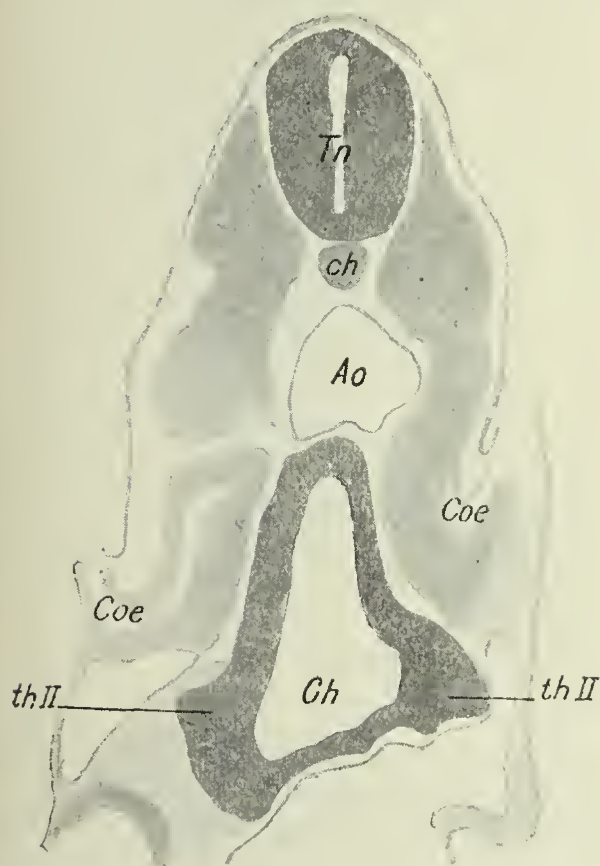


Fig. 44. — Coupe atteignant la gouttière hépatique *Gh*; *th* II, deuxièmes tubercules hépatiques.

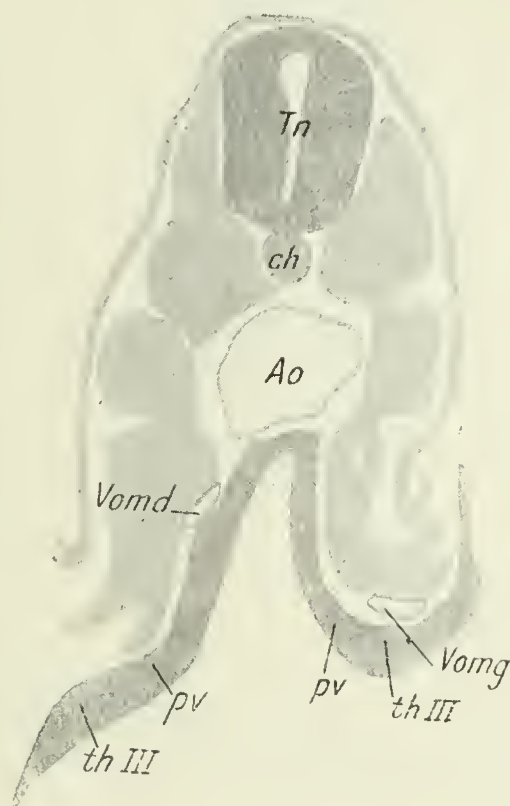


Fig. 45. — Coupe intéressant les zones pancréatiques ventrales *pv* et les troisièmes tubercules hépatiques *th* III.

stade II, de l'épaississement pancréatique ventral par un peu plus d'un segment protovertébral, s'en est rapprochée au stade III de l'épaisseur de ce segment et qu'à ce moment les deux épaississements pancréatiques ventraux confinent, de même que les tubercules cystiques, à la limite antérieure de la reconstruction, qui est celle de la gouttière digestive. Une coupe passant un peu en arrière de cet endroit telle que la représente la figure 45, a atteint les tubercules cystiques. Ils se prolongent vers la ligne médiane par les épaississements pancréatiques ventraux *pv*. On remarquera que ces derniers sont situés directement au-dessous des veines omphalo-mésentériques.

La coupe de la figure 46 a atteint l'ébauche pancréatique dorsale et permet d'en reconnaître les trois éléments primitifs : la section de la zone épaissie longitudinale et primitivement segmentaire est située directement au-dessous du feuillet splanchno-pleural de la cavité cœlomique droite; cela justifie encore son nom de zone hypocœlomique du pancréas dorsal. La formation homologue du côté gauche n'est plus symétrique de la première, par suite de ce mouvement de torsion dont nous

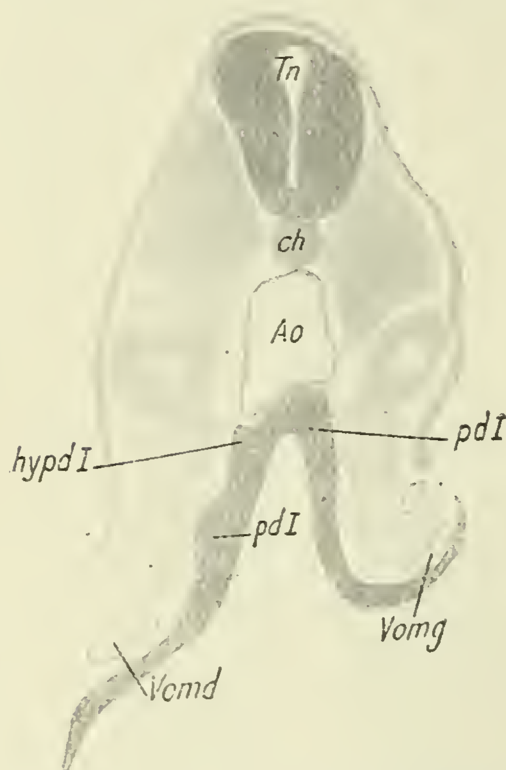


Fig. 46. — Coupe passant par la partie la plus antérieure de l'ébauche pancréatique dorsale.



Fig. 47. — Coupe passant en arrière du pancréas dorsal par les épaississements intestinaux de la gouttière digestive. En *a* est un des tubercules de ces épaississements.

avons parlé, elle est venue se placer sur la ligne médiane et on remarque sa section directement en dessous de l'aorte. La crête hypocordale est également déviée à droite; elle est située dans l'interstice entre la paroi aortique et l'épithélium de la cavité générale.

La dernière coupe se rapportant à cet embryon est celle de la figure 47. Elle passe en arrière de l'ébauche du pancréas dorsal par la gouttière digestive proprement dite. Les parois de cette gouttière, dans toute la région qui se transformera en tube digestif, présentent un épaississement continu, relevé çà et là par de petits tubercules *a*, comme celui qu'on aperçoit sur la figure et du côté droit de la coupe. L'union entre la partie épaisse et la portion mince du feuillet entodermique marque d'une façon

plus ou moins précise, les limites entre l'entoderme purement intestinal et le reste de ce feuillet qui restera appliqué sur le vitellus.

A ce stade aussi se rapporte une reconstruction plastique; elle est représentée figure 13 sur la planche XXVII et vue par la face droite. A son extrémité antérieure, le tube digestif s'unit à la gouttière digestive par une portion renflée du côté ventral, c'est la gouttière hépatique (*Gh*) qui prend naissance par le début de fusion des lèvres de la gouttière intestinale, de chaque côté et immédiatement en arrière de la lèvre antérieure de l'ombilic instestino-vitellin.

Les épaississements hépatiques *th* et pancréatiques ventraux *pv*, très peu accentués, peuvent cependant se remarquer sur cette reconstruction. Immédiatement en arrière et au-dessus de la gouttière hépatique, se voit le relief du pancréas dorsal. Sur la reproduction donnée de ce modèle plastique, seule la paroi droite de la gouttière digestive est visible; aussi ne voit-on de l'ébauche pancréatique dorsale que le relief de sa zone hypocœlomique droite (*Zcpd*). Ce relief n'est visible que sur une courte longueur, tandis que sur la reconstruction graphique, dressée à la même échelle, il s'étend encore à une certaine distance en arrière de la crête hypocordale; sur le modèle plastique il ne paraît pas dépasser ce petit relief très marqué (*hypd*), mais qui se perd en avant et en arrière sans limites précises sur le flanc droit de la reconstruction. A la partie caudale de ce rudiment d'ébauche pancréatique dorsale, se remarque encore une petite crête analogue à celle de l'hypocorde mais moins accentuée, c'est un simple pli de la paroi de la gouttière digestive qui ne répond à aucun épaississement continu de la reconstruction graphique; ce relief vient se placer comme l'hypocorde du reste, entre l'aorte et la paroi cœlomique droite. De la zone hypocœlomique gauche, on ne voit que le profil, sur la reproduction de la planche; ce profil qui forme le faîte des versants de la gouttière digestive, se caractérise par son aspect mamelonné. Il y a quatre mamelons distincts qui correspondent exactement à l'étendue de l'ébauche pancréatique dorsale sur le graphique et sont compris chacun, dans la zone

de projection d'une des quatre paires de protovertèbres pancréatiques dorsales.

Il est nécessaire maintenant de justifier les limites que j'ai assignées aux premiers stades, à l'ébauche du pancréas dorsal.

Je me suis fondé sur ce que, à ces stades primitifs du développement de l'embryon, alors que le mésoderme et l'entoderme sont immédiatement accolés sans interposition de mésenchyme, et sans présenter eux-mêmes de phénomènes de plissement bien accentués, il est difficile d'admettre un glissement de ces feuillets l'un sur l'autre. Chez les embryons de Canards à des stades analogues du développement, on a vu que des faits positifs prouvaient la correspondance exacte pendant un temps fort long du développement, entre un point différencié du feuillet entodermique et un segment protovertébral. En admettant, supposition qui du reste est fort vraisemblable, qu'il n'en soit pas autrement chez l'embryon d'*Anguis fragilis*, j'ai été amené à construire le graphique II de la figure 56 qui se rapporte aux trois stades étudiés. Au stade III, chez l'embryon de vingt-huit paires de protovertèbres, les épaississements veineux ou pancréatiques ventraux sont situés au niveau de la huitième paire de protovertèbres. Les seconds épaississements hépatiques, incorporés à ce stade dans la gouttière hépatique qui fait partie de l'intestin tubulé, sont situés au niveau de la sixième paire de somites. La distance d'un segment mésodermique les sépare donc de la zone pancréatique ventrale. L'ébauche du pancréas dorsal s'étend nettement au-dessous des quatre protovertèbres, qui font suite à celle des pancréas ventraux. Si l'on se reporte au stade de dix protovertèbres, on voit que les seconds épaississements hépatiques sont situés en avant de la première protovertèbre, l'épaississement pancréatique ventral au niveau de la seconde. La longueur d'un somite les sépare donc comme au stade précédent; il me paraît justifié de considérer comme appartenant au pancréas dorsal, les épaississements du feuillet intestinal sous-jacents aux quatre paires de protovertèbres, qui font suite à celle du pancréas ventral. C'est ce que j'ai fait dans la description précédente. Connaissant les dispositions de ces deux stades, on peut construire un graphique; on porte en

abscisse le nombre de paires de somites de chaque embryon étudié, et en ordonnée, de chaque côté de la ligne des x, le nombre de protovertèbres situées en avant ou en arrière de celle correspondant à l'épaississement pancréatique ventral. Sur un tel graphique, la position de cet épaississement pancréatique ventral est indiquée par une horizontale parallèle à l'axe des x, de même pour le second épaississement hépatique et les limites craniale et caudale du pancréas dorsal *pd*. En prolongeant ces parallèles vers l'origine des lignes du graphique, on voit que les droites indiquant la position des épaississements hépatiques et pancréatiques ventraux sortent des limites du mésoderme segmenté, et au stade de quatre paires de protovertèbres, les épaississements en question seront en avant des premières protovertèbres. Ce résultat du graphique est justifié par la reconstruction d'épaisseur du stade I. En ce qui concerne les limites du pancréas dorsal, on voit que les deux lignes *pd*, qui fixent son extrémité craniale et caudale, sectionnent au stade de quatre paires de somites, les droites qui passent par la première et la dernière protovertèbre. On peut donc considérer que la zone du feuillet entodermique sous-jacente aux quatre premiers somites d'*Anguis*, est destinée à l'ébauche du pancréas dorsal. Les premières protovertèbres formées chez l'*Anguis* seraient d'après le graphique, celles en rapport avec le futur pancréas dorsal.

— On a vu plus haut que chez l'embryon étudié au stade III, les épaississements hépatiques étaient incorporés dans un rudiment de gouttière hépatique, par fusion des bords de la gouttière digestive, au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal. L'ébauche hépatique ne s'édifie pas chez tous les embryons d'*Anguis*, d'une façon aussi simple. Il semble y avoir chez cet animal, en ce qui concerne l'ébauche du foie, des variations analogues à celles signalées par **Hildebrandt** (02 k) chez les Oiseaux; les épaississements hépatiques peuvent par prolifération de leurs éléments cellulaires et sans qu'il y ait eu formation de gouttière hépatique au sens précis du mot, donner naissance à une masse épithéliale compacte. Ce futur parenchyme hépatique est situé au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic

intestinal. D'autres fois comme au stade III, la formation de la gouttière hépatique précède celle de l'amas épithélial. Quoi qu'il en soit, que la gouttière hépatique soit primitive ou secondaire, après transformation de la gouttière digestive en tube intestinal dans sa région craniale, l'ébauche du foie est une masse compacte appendue à la face ventrale de l'intestin, en arrière et au-dessus du sinus veineux. La région hépato-pancréatique de cet embryon a été reconstruite et représentée (pl. XXVII, fig. 14). Dans cette masse épithéliale pénètrent des vaisseaux et une faible portion de la lumière intestinale, qui est la trace de la gouttière hépatique proprement dite.

Les épaississements pancréatiques dorsaux se fusionnent en une masse épaisse unique, située au côté dorsal et droit du tube digestif, en face de la gouttière hépatique. Cette portion de l'intestin, véritable gouttière pancréatique dorsale, s'isole bientôt par une constriction qui marche d'avant en arrière, dont le début est visible sur le moule de la figure 14, planche XXVII, et qui est presque totalement terminée sur le moule de la figure 15 de la même planche. La gouttière pancréatique dorsale dont les parois contenaient les traces des épaississements primitifs, s'est transformée en un diverticule pancréatique dorsal. Par suite du phénomène de constriction indiqué plus haut, c'est la portion caudale de la gouttière pancréatique dorsale, qui réunit le diverticule au côté dorsal et droit de l'intestin, et forme le premier rudiment du canal excréteur du pancréas principal.

On remarquera figure 15, planche XXVII, que par suite des transformations qui se sont produites dans la gouttière digestive, au niveau de cette région hépato-pancréatique, les épaississements pancréatiques dorsaux, primitivement postérieurs par rapport aux hépatiques, ont donné naissance à un diverticule situé au même niveau que l'ébauche du foie. La direction légèrement oblique de l'anneau hépato-pancréatique primitif s'est donc redressée et les épaississements pancréatiques ventraux ont dû se placer dans un plan perpendiculaire à l'axe du tube digestif. Ils ont donné naissance de chaque côté, à deux petits diverticules soudés surtout à gauche par leur paroi ventrale, à la masse épithéliale hépatique, au niveau d'une petite proéminence

caudale *Cy* de cet amas, où l'on peut déjà reconnaître l'ébauche de la vésicule biliaire et qui dérive de la soudure, sur la ligne médiane, des tubercules cystiques du stade III. Du côté droit, il est possible de se rendre compte de la façon dont a pris naissance le diverticule pancréatique ventral *pv*, aux dépens de la zone épaissie correspondante. Au côté dorsal et antérieur de

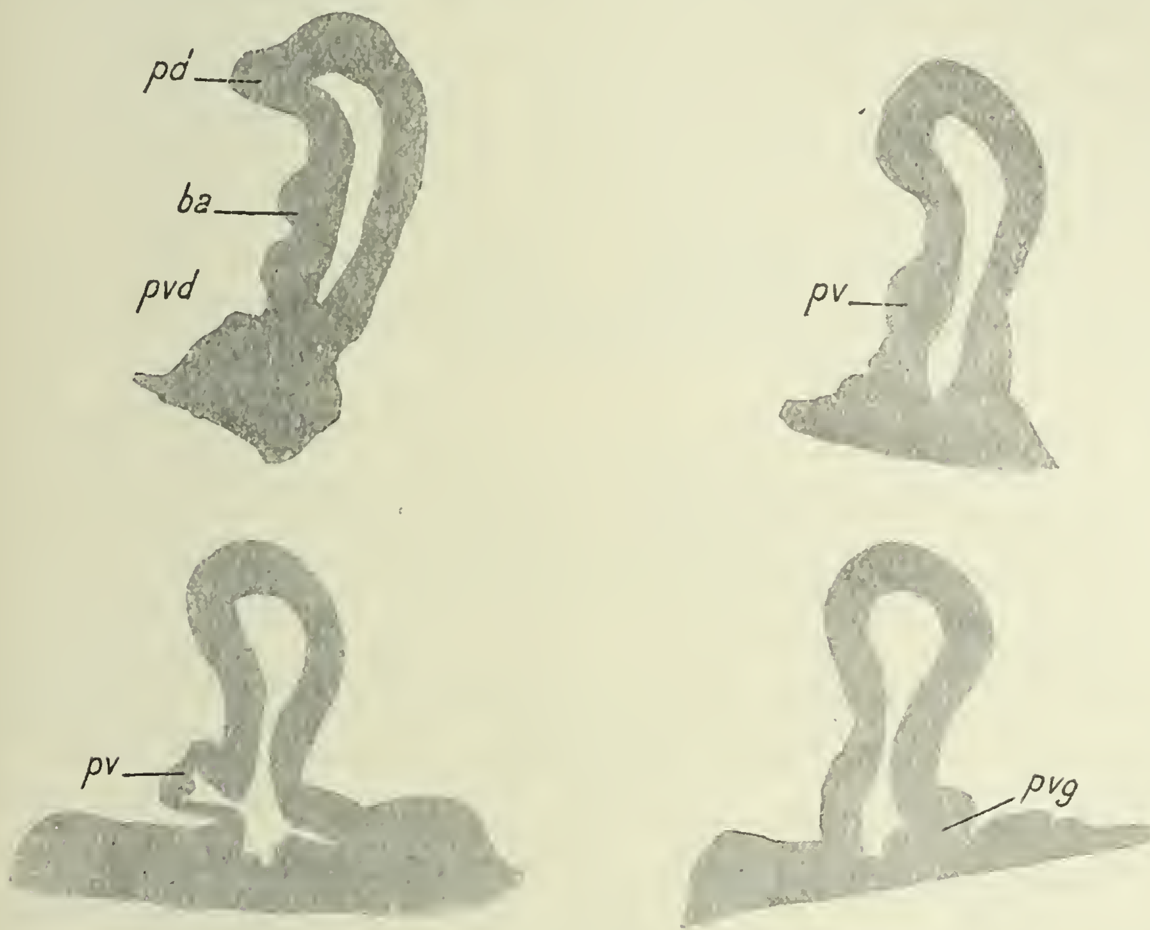


Fig. 48 à 51. — Coupes des ébauches pancréatiques ventrales droite et gauche *pvd* et *pvg* d'un embryon d'*Anguis fragilis* de 8mm,5 de longueur totale ; 1mm,8 distance du vertex au bourgeon frontal (Reichert, ocul. 4, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. — *pd*, pancréas dorsal ; *ba*, bourgeon pancréatique ventral accessoire.

ce petit bourgeon creux, se retrouve (voir fig. 15, pl. XXVII) la trace d'un autre relief, mal isolé du précédent et formant également un bourgeon petit, mais plein *ba* (fig. 48 à 51). De même que chez le Canard, l'épaississement pancréatique ventral donne naissance ici à une formation qui persistera, le diverticule pancréatique ventral droit et un bourgeon *ba*, dont on ne trouve aucune trace chez des embryons plus âgés et qui doit être assimilé aux bourgeons pancréatiques ventraux accessoires du Canard.

Embryons de Mammifères.

Étude de l'anneau hépato-pancréatique chez des embryons de Chéiroptères (*Miniopterus Schreibersii*). — Les embryons, dont la description va suivre, ont été recueillis en Bourgogne au mois d'avril 1900. Ils ont été fixés dans la corne utérine légèrement incisée, par le bichromate acétique, colorés en masse au carmin boracique alcoolique et sectionnés transversalement en coupes de 7 μ, 5 et 10 μ d'épaisseur.

Stade I. — *Embryon de Minioptère de 2 paires de protovertèbres.*

La reconstruction graphique d'épaisseur (pl. XXIII, fig. 4) qui se rapporte à cet embryon, s'arrête en avant à la limite caudale de l'intestin céphalique, en arrière au niveau de la partie la plus antérieure de l'ébauche de la corde dorsale (*ch*), qui commence à se différencier sur la ligne médiane, aux dépens de l'entoderme. Dans toute la région entodermique embryonnaire reconstruite, la corde dorsale n'a donc pas encore pris naissance.

L'entoderme est un feuillet extrêmement mince, qui présente dans la région reconstruite deux groupes d'épaississements situés de chaque côté du graphique, à égale distance de la ligne médiane. Ces épaississements, surtout marqués dans la région antérieure, s'étalent à ce niveau et présentent une largeur assez considérable. Ces deux plages assez comparables l'une à l'autre, présentent certains points plus épais; tout d'abord en avant, où l'on trouve deux zones assez épaisses et larges (*Zc*), puis en quelques petits tubercules *H*, les uns symétriques qui se correspondent assez exactement, et deux autres qui n'existent que du côté gauche *H*, et qui sont situés aux limites externes de la plage épaisse. Cette dernière région, de même que celle du côté droit, se prolonge vers l'extrémité caudale, par une série de petits amas épaissis et arrondis, de dimensions assez comparables et qui sont situés au côté externe de la projection des premières protovertèbres.

L'examen des coupes montre que les zones épaissies (*Zc*)

étalées transversalement, de la région antérieure du graphique, se continuent dans les parois latéro-dorsales de l'intestin céphalique. Elles sont exactement situées au-dessous du feuillet splanchno-pleural de la cavité cœlomique et se continuent sous la lame protovertébrale du mésoderme, pour s'arrêter à une certaine distance de la ligne médiane (fig. 52). Au-dessous de la gouttière médullaire, elles sont donc séparées par une zone très mince d'entoderme. Dans les coupes qui correspondent à la région postérieure du graphique, les zones épaissies latérales ne

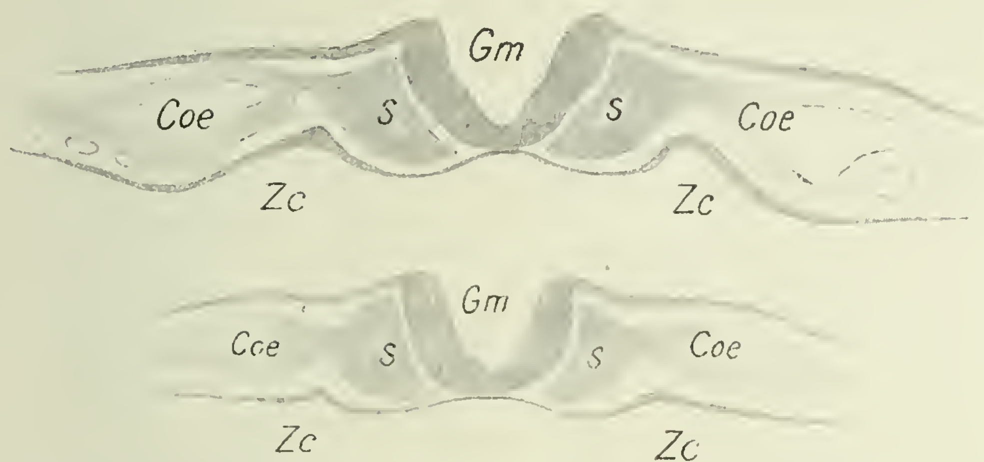


Fig. 52 et 53. — Coupes transversales d'un embryon de Minioptère possédant une paire de protovertèbres (Reichert, ocul. 2, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. *Zc* épaississements longitudinaux et latéraux du feuillet intestinal.

sont plus représentées que par une légère élévation de l'entoderme (*Zc*), qui fait saillie dans l'intervalle entre la lame protovertébrale et la paroi cœlomique, au-dessous de la pièce intermédiaire (fig. 53).

Stade II. — *Embryon de Minioptère de 18 à 19 protovertèbres.*

La reconstruction graphique (fig. 5, pl. XXIII), porte sur les épaississements de l'entoderme de la région antérieure de l'intestin moyen, constitué à ce stade. La corde dorsale s'est isolée du feuillet digestif, mais on ne trouve au-dessous d'elle, directement sur la ligne médiane, aucun épaississement comparable à l'hypocorde des Oiseaux ou des Reptiles. Par contre, de chaque côté, la paroi intestinale présente deux zones épaissies longitudinales, qui dérivent nettement de celles du stade précédent. Ces deux zones longitudinales sont séparées sur la ligne médiane par une zone mince d'entoderme ; cette zone, étroite en avant, s'étale en arrière, tandis que les plages épaisses se rétrécissent. Dans chacune de ces plages, on peut distinguer deux

bandes épaissies assez distinctes. L'une est voisine de la ligne médiane (*Zc*), l'autre à peu près parallèle à la première *H*, est située, en avant, sur les côtés externes de la zone épaissie longitudinale et, dans la partie postérieure du graphique, vient occuper la partie moyenne de cette zone.

Dans les deux bandes épaisses, qui se différencient ainsi sur chacune des plages épaisses, longitudinales et primitives, il est possible de distinguer un certain nombre de points d'épaisseur encore plus considérable. Ceci surtout pour les bandes externes où apparaissent, à gauche notamment, de véritables tubercules. Remarquons aussi que les bandes externe et interne de la plage droite sont unies entre elles, au niveau de la projection de la cinquième protovertèbre droite. En arrière, les bandes latérales internes, ou paramédianes, se continuent dans les épaississements des parois latérales de l'intestin antérieur. Celle de droite s'arrête au niveau de la projection du sixième somite, mais elle est prolongée par une petite plage épaissie ovalaire, étalée transversalement, qui est située au niveau de l'intervalle entre le sixième segment mésodermique et le septième. Du côté gauche, la bande épaissie analogue s'avance un peu moins loin vers l'extrémité caudale ; elle s'arrête à l'intervalle entre la cinquième et la sixième protovertèbre et n'est prolongée que par un petit tubercule arrondi, situé au-dessous de la sixième protovertèbre. En ce qui concerne les bandes épaissies externes, elles se perdent toutes deux en avant dans les parois latérales du diverticule hépatique, qui a pris naissance à ce stade ; en arrière la droite est plus étendue que la gauche, cette dernière s'arrête au niveau du huitième segment mésodermique, tandis que, à droite, la première se prolonge jusqu'à la neuvième protovertèbre. Les lignes pointillées du graphique indiquent la projection de la zone suivant laquelle la région d'entoderme reconstruite est en rapport direct avec la paroi cœlomique, et avec la portion antérieure des veines omphalo-mésentériques encore persistante à ce stade.

Par ses rapports, la bande interne des plages longitudinales (*Zc*) est donc purement hypocœlomique ; la bande externe *H*, dans sa partie antérieure, où elle se perd dans l'ébauche hépa-

tique, est veineuse vitelline, par sa portion postérieure elle devient hypocœlomique (*Zc*).

Les coupes passant dans la région antérieure de la reconstruction, c'est-à-dire directement en arrière du plan, au niveau duquel l'intestin céphalique se continue dans l'intestin moyen, montrent la section des deux bandes épaissies des zones longi-

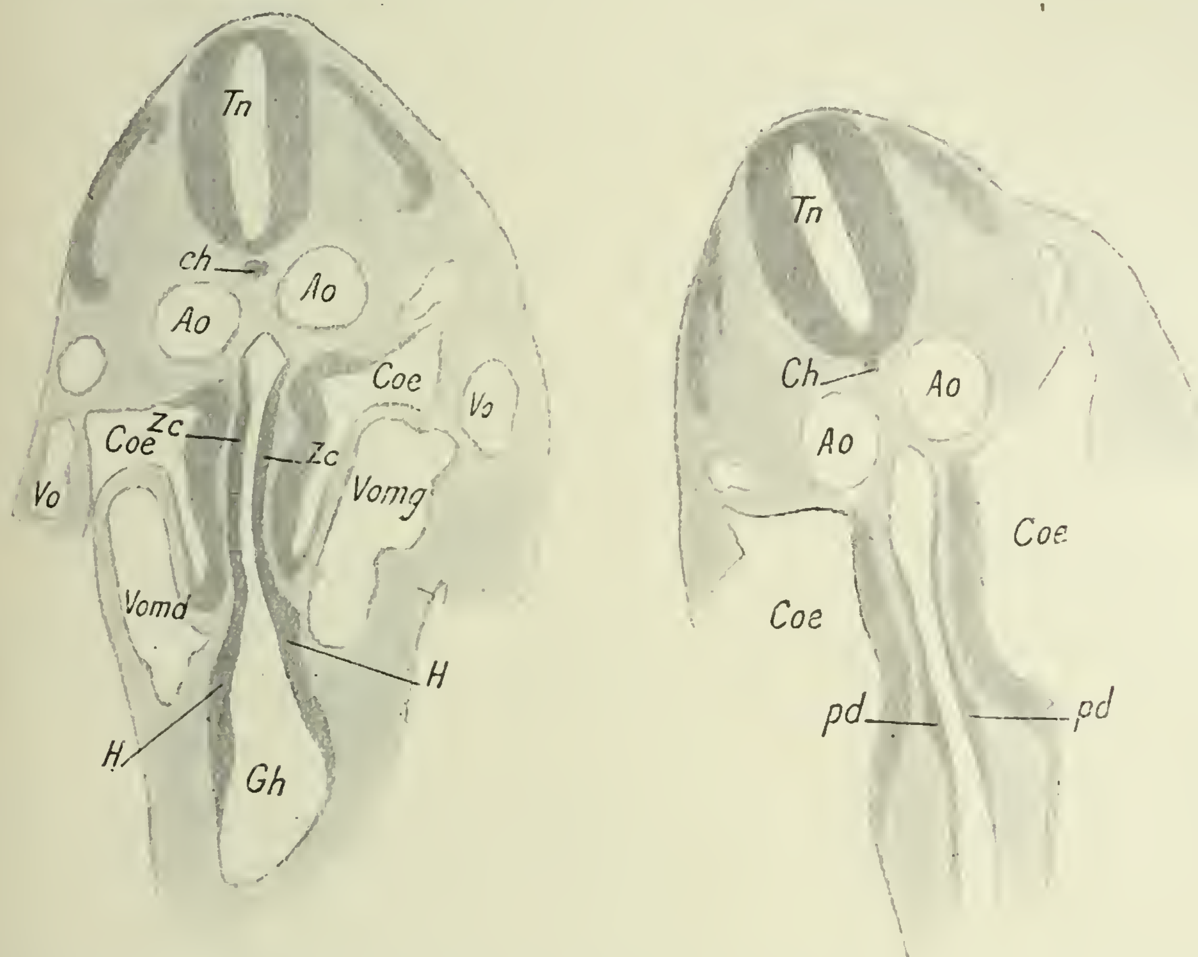


Fig. 54 et 55. — Coupes transversales d'un embryon de Minioptère de 18 à 19 paires de somites (Reichert, ocul. 2, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. La première passe par la gouttière hépatique *Gh* sur les parois de laquelle se remarquent les épaississements vitellins *H*. En *Zc* épaississements hypocœlomiques.
La seconde coupe intéresse les zones hypocœlomiques dans la région où elles fourniront le pancréas dorsal *pd*.

tudinales de la paroi digestive. Les rapports avec les veines vitellines et la paroi du cœlome sont ceux que j'ai indiqués plus haut (fig. 54).

Une coupe passant au contraire (fig. 55) dans la partie postérieure de la reconstruction, au niveau du septième somite par exemple, ne montre plus qu'un seul épaississement notable sur les côtés du tube digestif. C'est le prolongement de la bande externe qui est en rapport avec l'épithélium cœlomique. C'est aux dépens de cet épaississement et dans cette région que se formera l'ébauche pancréatique dorsale. Ces reliefs peuvent donc porter à ce niveau le nom d'épaississements pancréatiques dorsaux

(*pd*). Dans leur région antérieure, où ils se perdent dans l'ébauche hépatique, ce seront les épaississements hépatiques *H*, continus avec les précédents et aux dépens desquels s'édifiera également l'ébauche pancréatique ventrale de l'embryon. Les épaississements hépatiques droit et gauche sont fusionnés sur la ligne médiane et au côté ventral du tube digestif, dans le court diverticule hépatique qui a pris naissance à ce stade. Pour qu'il y ait un anneau hépato-pancréatique, il suffira d'une fusion à l'extrémité caudale de cette région entre les deux zones épaissies longitudinales et latérales.

STADE III. — *Embryon de Minioptère de 22 paires de protovertèbres.*

Chez cet embryon, le diverticule hépatique s'est allongé (voir la reconstruction plastique, fig. 16, pl. XXVII). La reconstruction graphique d'épaisseur que j'en donne, figure 6, planche XXIII, s'arrête en avant, au niveau du plan qui passe par l'union du diverticule hépatique avec l'intestin; sa limite du côté caudal serait une ligne qui passerait en arrière de l'ébauche pancréatique dorsale.

Dans la région antérieure du graphique, se remarquent comme précédemment deux zones épaissies longitudinales, séparées sur la ligne médiane par une région mince de l'entoderme. En arrière, au niveau de l'intervalle entre la sixième et la septième paire de somites, ces deux plages se fusionnent et ne forment plus qu'une région unique et épaisse de la paroi latéro-dorsale de l'intestin.

Les deux zones épaissies longitudinales, encore isolées l'une de l'autre en avant, présentent à ce niveau et comme au stade précédent deux bandes plus épaisses. Ces deux bandes sont encore visibles sur une certaine longueur du côté gauche; à droite, l'une interne, a été presque entièrement incorporée à la paroi intestinale, en avant de la limite craniale de la reconstruction, l'autre externe, est presque tout entière comprise dans le diverticule hépatique.

Du côté gauche, ces deux bandes épaisses présentent certains points différenciés.

L'interne offre à considérer trois petites plages arrondies d'une épaisseur plus considérable.

L'externe qui touche en avant aux masses épithéliales compactes, développées sur les parois du diverticule hépatique, est remarquable surtout par une crête mince assez épaisse, dirigée obliquement d'avant en arrière, de l'ébauche hépatique vers l'ébauche du futur pancréas dorsal.

A droite on retrouve comme au stade précédent, mais avec des dimensions plus considérables, la zone d'union entre les deux bandes externe et interne. Une plage épaissie assez considérable s'est du reste développée sur cette zone et, en plus d'elle, quelques petits tubercules arrondis sont apparus.

La plage épaissie transversale, que je viens de signaler, est sous-jacente à la projection des cinquième et sixième somites droits. Elle dérive nettement de la coalescence entre l'extrémité postérieure de la bande interne du stade précédent, avec la bande externe; coalescence qui est du reste indiquée par des détails visibles sur la reconstruction du stade II. Le bord antérieur de cette zone transversale sous-jacent à la partie moyenne d'un somite, chez l'embryon de dix-huit à dix-neuf protovertèbres, occupe encore chez celui du stade III une position comparable; mais il n'est plus séparé comme précédemment de la base du diverticule hépatique, qui forme la limite antérieure de la reconstruction, par la distance d'un segment mésodermique et demi, mais seulement par celle d'un demi-segment. Ce fait s'explique par l'incorporation à l'ébauche hépatique et à l'intestin, situé en avant de l'orifice de ce diverticule, de toute une région qui appartenait, au stade II, au tube intestinal, postérieur à l'ébauche du foie. De même que chez l'Orvet et le Canard, chez le Minioptère, l'édification du ou des diverticules hépatiques se fait aux dépens de l'intestin moyen par des phénomènes de constriction ou de soudure. Toute une portion de paroi intestinale moyenne passe donc à ce que les auteurs considèrent encore à ce moment comme intestin céphalique. Chez le Canard, on a vu que cette région se transformait en ébauche de l'estomac; chez l'Orvet et le Minioptère, je pense qu'il en est de même.

Du côté gauche, par suite d'un début de phénomène d'asymétrie que je ne puis étudier ici, les deux bandes épaissies pré-

citées ont été incorporées sur une moins grande longueur, dans le diverticule hépatique et le futur intestin gastro-duodénal. Par contre, ces deux bandes épaissies commencent à présenter un début de fusion entre elles.

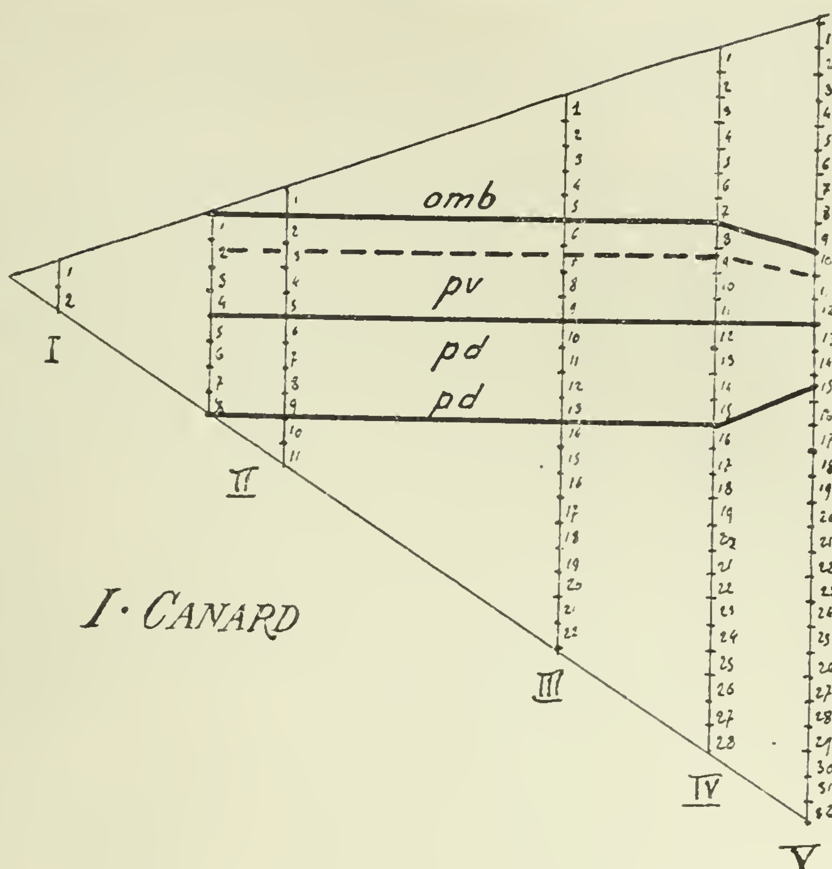
En arrière de cette région, c'est-à-dire en arrière de la sixième paire de somites, on a vu que les deux zones épaissies longitudinales étaient unies en une même plage épaisse, occupant la paroi latéro-dorsale de l'intestin moyen.

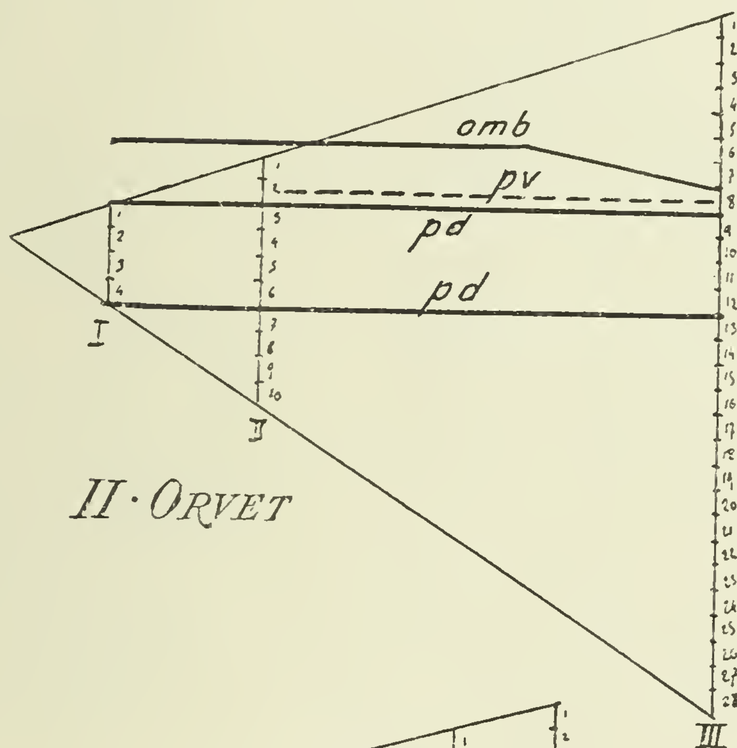
Sur cette plage, se remarquent trois groupes d'épaississements différents : deux latéraux, un médian. Les deux latéraux sont des bandes assez étroites mais épaisses, qui dérivent de la partie caudale des bandes externes du stade précédent. L'épaississement médian est constitué par quatre plages arrondies ou ovalaires, comparables aux tubercules hypocordaux du tronc du Canard ou de l'*Anguis*. En réalité, ces petits épaississements sont sous-jacents aux aortes, comme les épaississements hypocordaux des Oiseaux et des Reptiles à des stades avancés du développement.

Remarquons de suite que les crêtes latérales de cette région sont situées au niveau d'une ligne pointillée du graphique, qui représente la limite externe de la zone suivant laquelle l'épithélium de la paroi cœlomique est en rapport avec l'intestin. Ils occupent donc à ce moment la position des épaississements hypocœlomiques du pancréas dorsal des embryons de Canard aux derniers stades étudiés; chez l'embryon de dix-huit paires de somites, ces épaississements étaient du reste directement en rapport avec la paroi du cœlome. Je les nommerai dès à présent zones hypocœlomiques du pancréas dorsal. A droite cette zone s'étend depuis la projection de la septième protovertèbre jusqu'à l'intervalle entre la dixième et la onzième, c'est-à-dire au-dessous de quatre segments mésodermiques. Il en est de même de la zone pancréatique dorsale correspondante, du côté gauche. Les tubercules hypocordaux occupent une position comparable, mais leur segmentation ne correspond pas exactement à celle des quatre segments mésodermiques sus-jacents, le troisième, en les comptant dans le sens cranio-caudal, est repoussé en arrière ainsi que le quatrième, par une languette épaissie qui

vient de la zone hypocœlomique droite du pancréas dorsal.

Il est nécessaire de dire un mot de la constitution de ces deux zones. Au-dessous des septième, huitième et neuvième protovertèbres droites, la zone hypocœlomique correspondante, présente des plages épaissies, séparées au niveau des intervalles entre les protovertèbres par des bandes plus minces. En dessous de la dixième protovertèbre, elle se termine au niveau de la partie moyenne de ce segment mésodermique; une petite plage





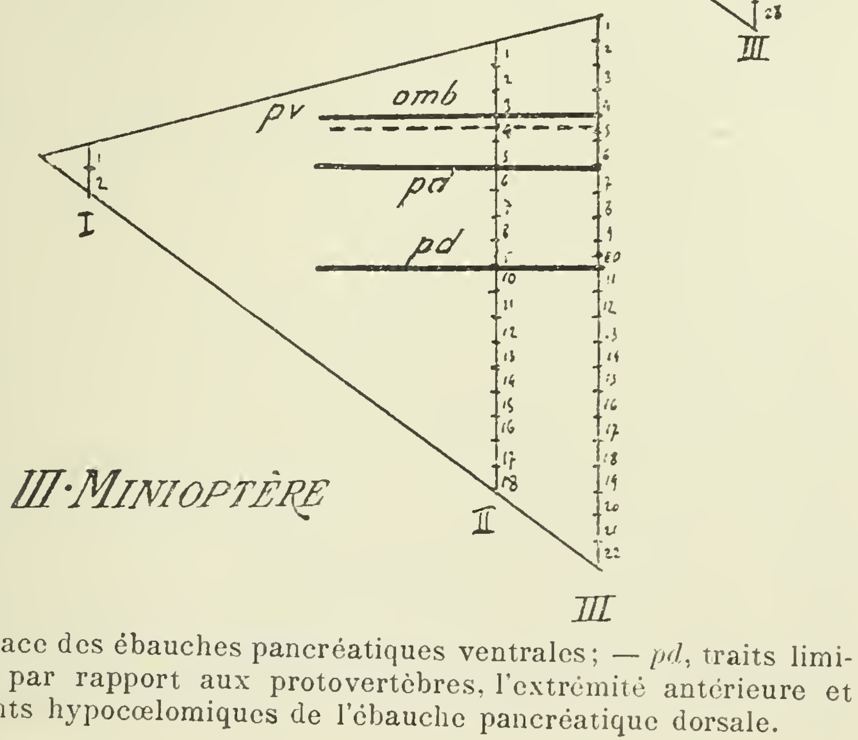


Fig. 56. — Graphiques indiquant la position chez les embryons étudiés, par rapport aux protovertèbres de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, des ébauches pancréatiques ventrales et des limites antérieure et postérieure de l'ébauche pancréatique dorsale. Les chiffres romains indiquent la numération des protovertèbres comptées dans le sens cranio-caudal. — *omb*, trait indiquant la position aux différents stades, de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal; — *pv*, ligne pointillée indiquant la place des ébauches pancréatiques ventrales; — *pd*, traits limitant aux différents stades et par rapport aux protovertèbres, l'extrémité antérieure et postérieure des quatre segments hypocœlomiques de l'ébauche pancréatique dorsale.

épaisse et arrondie, qui continue sa direction, se trouve au-dessous de l'intervalle entre la dixième et la onzième protovertèbre droite.

Cette zone pancréatique dorsale présente donc une véritable segmentation comparable à celle du mésoderme. Cette zone hypocœlomique est également segmentaire.

Il en est de même du côté gauche; on trouve d'abord trois véritables tubercules de la crête hypocœlomique, mais ces reliefs ne sont pas symétriques de ceux du côté droit, ils sont logés au-dessous de l'intervalle des somites correspondants. La zone hypocœlomique gauche se termine comme celle de droite, par un petit tubercule isolé, situé au même niveau que la dernière plage épaissie hypocordale.

On voit donc que, chez le Minioptère comme chez l'Orvet et le Canard, l'ébauche du pancréas dorsal correspond à quatre segments mésodermiques. N'ayant pas de stade convenable de Minioptère, je ne puis dire quelle portion des épaississements décrits représente l'ébauche du pancréas ventral de cet animal. Chez des embryons plus âgés en effet, on trouve une masse glandulaire pancréatique accessoire.

Par analogie, je suppose que cette ébauche (paire) tirera son origine de la zone épaissie transversale, qui unit à leur extrémité caudale ces deux bandes externe et interne, de chaque côté de la ligne médiane et à la base du diverticule hépatique. Étant donné ce qui se passe chez le Canard et l'Orvet et partant de ce fait que le pancréas ventral des embryons plus âgés est en contact intime avec la veine porte, dérivée de la veine vitelline droite, je pense que cette ébauche doit naître à droite, aux dépens d'un petit tubercule ovalaire *pv* de cette zone épaissie transversale précitée, tubercule situé directement au-dessous de la veine omphalo-mésentérique correspondante.

De plus, il est nécessaire d'attirer l'attention sur ce fait que chez l'embryon étudié, s'est constitué un véritable anneau hépato-pancréatique. Cet anneau se ferme en avant par la bande épaissie externe qui se perd dans le diverticule hépatique et par les épaississements épithéliaux qui tapissent ce dernier; sur les côtés il se fusionne par une zone épaissie transversale avec la

bande interne décrite plus haut, il se continue en arrière par les zones hypocœlomiques du pancréas dorsal et se ferme à ce niveau sur la ligne médiane, par les épaississements hypocordaux.

Avant de passer à l'examen des coupes de l'embryon du stade III, je désire dire quelques mots d'une reconstruction plastique qui s'y rapporte ; c'est celle de la figure 16, planche XXVII. Elle s'arrête à son extrémité craniale, en avant de l'ébauche du futur estomac, et intéresse la partie antérieure de l'intestin

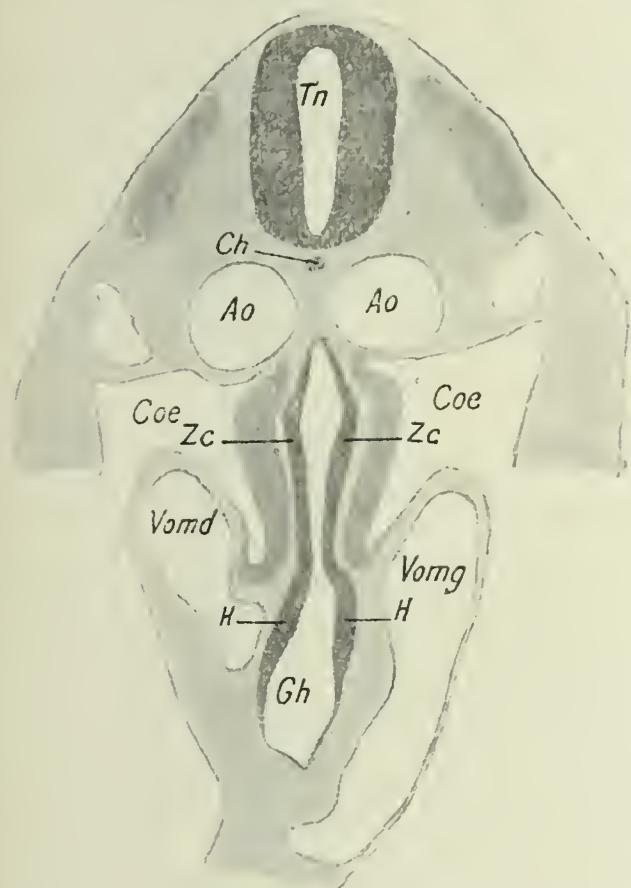


Fig. 57. — Coupe transversale passant par la gouttière hépatique *Gh* d'un embryon de Minioptère de 22 paires de protovertèbres (Reichert, ocul. 2, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. — *H*, épaississements hépatiques ; *Zc*, zones épaissies hypocœlomiques.

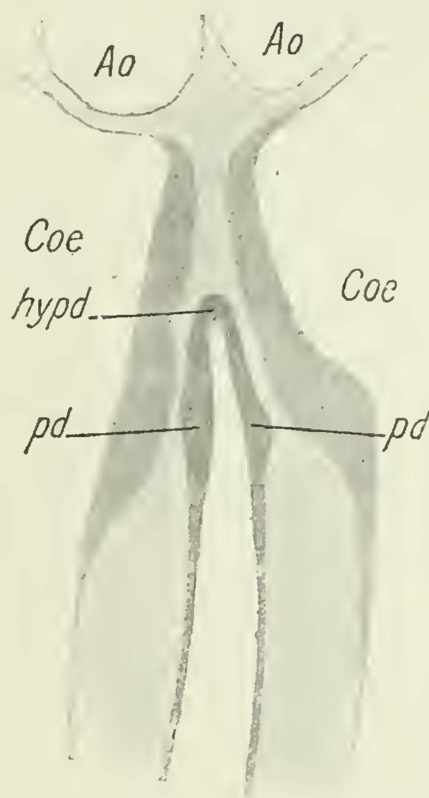


Fig. 58. — Coupe transversale du même embryon (Reichert, ocul. 4, obj. 4, chambre claire). Réduction 1/5. La coupe passe par l'ébauche du pancréas dorsal ; *hypd*, épaississements hypocordaux du pancréas dorsal ; *pd*, épaississements hypocœlomiques de la même ébauche.

moyen des classiques. On remarque au côté ventral de cet intestin, qui est fortement aplati dans le sens transversal, un appendice volumineux réuni par un pédicule large et épais à la cavité digestive : c'est l'ébauche du foie. Sa partie proximale, le pédicule, est creuse et cylindrique, légèrement aplatie transversalement ; son extrémité distale est une masse épithéliale pleine, poussant des bourgeons dans le *septum transversum*. L'ébauche pancréatique dorsale forme un relief assez apparent sur les deux côtés du moule. Elle est délimitée nettement en arrière, à cause du relief qu'elle forme sur le profil de l'intestin. En avant elle

se prolonge par un bourrelet arrondi jusque sur la paroi du pédicule hépatique; le bourrelet en question est le relief formé par la zone hypocœlomique droite du pancréas dorsal.

La coupe de la figure 57 passe immédiatement en arrière de l'abouchement du pédicule hépatique dans l'intestin. On y remarquera les deux bandes épaissies externes *Zc* et internes *H*, ventrales et dorsales en réalité, des parois du tube intestinal, et les rapports qu'elles affectent avec la paroi du cœlome et les veines omphalo-mésentériques.

La seconde coupe représentée figure 58, qui a été dessinée à un plus fort grossissement, passe par l'ébauche du pancréas dorsal, spécialement au niveau d'une zone épaissie médiane et hypocordale *Hypd*, sur les côtés de laquelle se remarquent la section des zones hypocœlomiques et segmentaires *pd* du futur pancréas principal.

— Chez des embryons de Minioptère beaucoup plus développés, le foie s'est constitué par prolifération des bourgeons épithéliaux nés du diverticule primitif; il est réuni à l'intestin par un conduit qui dérive du pédicule hépatique primitif; à la base de ce canal excréteur embryonnaire débouche, du côté droit, un diverticule assez allongé et unique, l'ébauche pancréatique ventrale. L'ébauche du pancréas dorsal s'est également isolée du tube digestif, par des phénomènes de constriction et de pédiculisation. Ses parois sont assez régulièrement épaisses, on n'y trouve plus aucune trace des reliefs primitifs, qui ont servi à édifier le diverticule pancréatique définitif.

Conclusions.

Les indications que le lecteur aura pu trouver dans le chapitre bibliographique, concernant les connexions primitives entre les glandes annexes de l'intestin moyen des Vertébrés, sont peu nombreuses. Ce fait me paraît tenir, en grande partie, à ce que l'évolution de ces ébauches glandulaires n'a été le plus fréquemment suivie qu'à partir d'un stade où le rudiment de l'organe est nettement isolé sous forme de diverticule du tube digestif; mes

recherches ont au contraire porté sur la *période prédiverticulaire* du développement du foie et du pancréas des Amniotes. J'exposerai plus loin la raison pour laquelle la méthode originale de recherches, que j'ai employée chez les Vertébrés supérieurs, est la plupart du temps inapplicable aux Anamniotes. L'étude des stades prédiverticulaires me paraît, en ce qui concerne la signification des glandes étudiées, de la plus haute importance; elle m'a conduit à trouver les premiers rudiments du foie et du pancréas chez des embryons à peine ébauchés eux-mêmes. Il est nécessaire d'indiquer, dès à présent, quelles conclusions peuvent se tirer de la comparaison entre les observations analysées au début de ce travail et les faits que j'ai découverts.

On se rappelle qu'il est possible de suivre chez les Procordés adultes l'individualisation d'une glande annexe de l'intestin moyen. Les fonctions de cet organe sont d'abord remplies par les éléments épithéliaux qui tapissent l'extrémité antérieure de l'intestin moyen. Ce segment du tube intestinal fait directement suite à l'intestin respiratoire; il peut se diviser également en deux portions, l'une antérieure qui sécrète les liquides digestifs nécessaires à la transformation des aliments, l'autre postérieure, et en général plus allongée que la précédente, destinée à l'absorption des aliments élaborés. La portion digestive de cet intestin moyen se complique par la localisation de ses cellules sécrétrices, dans le fond de plis d'importance variable. De ces plis à la formation de diverticules, il n'y a qu'un pas. L'état le plus simple de ce degré d'évolution est celui que présente l'*Amphioxus*. Le cæcum hépatique de cet animal, qu'on devrait plus exactement nommer *appendice de l'intestin digestif* pour ne pas préjuger de la nature de ses fonctions, débouche dans le tube intestinal immédiatement en arrière des dernières branchies, c'est-à-dire dans le segment initial de l'intestin moyen.

Le perfectionnement de la région digestive de l'intestin moyen chez les Tuniciers se traduit par l'apparition d'une dilatation du tube digestif, qui fait suite à l'intestin respiratoire. Les parois de cette dilatation sont tapissées par des cellules sécrétrices de liquides digestifs. En dehors de ce *sac stomacal*, des éléments sécréteurs se localisent dans des diverticules

situés à l'extrémité postérieure de l'estomac. Ces formations ont reçu divers noms, tantôt celui de *foie*, lorsqu'on a pu déceler dans les cellules qui les tapissent des pigments biliaires, tantôt celui de *glande pylorique*, lorsqu'ils présentent des caractères que certains auteurs ont considérés comme typiques pour les organes d'absorption. Cette fonction est possible; les cellules, qui ont un rôle d'absorption des aliments élaborés, n'ont pas un aspect morphologique essentiellement différent de celui des éléments à sécrétion digestive; mais il semble prouvé, par des recherches physiologiques, que ces appendices du tube digestif des Tuniciers ont réellement un rôle sécréteur digestif (**Wini-warter**, 95 b) et je les considérerai provisoirement comme des glandes annexes de l'intestin moyen et digestif des Procordés.

La position de ces différentes annexes de l'intestin varie on l'a vu, tantôt ils sont au côté dorsal du tube digestif comme chez les Hémicordés, ou au côté ventral, ainsi chez l'*Amphioxus*, latéralement chez la plupart des Urocordés. Leur situation par rapport aux trois segments principaux de l'intestin est fixe. On les trouvera toujours à l'extrémité antérieure de l'intestin digestif, immédiatement après la région branchiale, quand le renflement stomacal qui appartient aussi à cette région digestive ne s'est pas produit. Lorsqu'il y a un estomac, les appendices hépatiques ou pyloriques viennent immédiatement à la suite de cet organe.

Il est également notable que ces appendices digestifs occupent, chez ces ancêtres des Vertébrés, la place qui est remplie chez les embryons des Vertébrés par les ébauches hépatiques et pancréatiques. Sans vouloir entrer dans la comparaison de la structure histologique de ces organes, je dois dire que certains auteurs considèrent la constitution des annexes digestifs des Protovertébrés, comme plus voisine de celle de la glande digestive ou hépato-pancréatique des Invertébrés, que comparable à celle du foie ou du pancréas des Vertébrés. Les diverticules hépatiques et pyloriques des Procordés formeraient donc un véritable trait d'union morphologique entre l'hépato-pancréas des Invertébrés et les glandes annexes de l'intestin moyen des Vertébrés.

Les Vertébrés les plus inférieurs, les Cyclostomes, ne paraissent pas présenter d'après les travaux actuels des dispositions très différentes de celles des Tuniciers. En arrière du renflement stomacal par lequel débute l'intestin digestif, en avant de la spirale intestinale qui appartient à l'intestin absorbant, se trouve un segment du tube digestif qui porte les glandes annexes : la glande hépatique au côté ventral et une glande pancréatique qui entourerait d'un cercle complet cette région de l'intestin; la disposition et la structure de cet organe méritent du reste de nouvelles études.

Chez les Sélaciens, le foie se développe sous forme d'une gouttière ventrale de l'intestin moyen, le pancréas aux dépens d'une gouttière de la paroi dorsale. En ce qui concerne ce dernier, **Mayr** (97 e), pour différentes raisons résumées dans le chapitre bibliographique, a supposé que, chez les ancêtres des Sélaciens, il pouvait y avoir une zone pancréatique assez étendue.

En outre d'une ébauche pancréatique principale qui se forme sur la paroi intestinale dorsale, en face de l'ébauche hépatique, chez les Ganoïdes, apparaissent les ébauches pancréatiques accessoires ou ventrales, qui ultérieurement se fusionnent à la dorsale. Cette dernière, pensait **Kupffer** (92 f), serait formée de deux portions, l'une craniale, l'autre caudale assez distante de la première; on a vu comment ces faits se trouvaient probablement infirmés par les recherches de M. **Nicolas** (03 f).

Chez les Téléostéens, le pancréas et le foie se constituent aux dépens d'une même région de l'intestin moyen, qui à ce moment est une masse épithéliale pleine. L'ébauche hépatique est un renflement arrondi en rapport avec le vitellus, celle du pancréas dorsal une crête de la face dorsale de l'intestin. Les ébauches pancréatiques ventrales naissent au côté de l'ébauche du foie. Les Téléostéens et les Ganoïdes possèdent en outre des appendices qui se développent plus tardivement, dans la région pylorique, mais qu'on peut considérer comme glandes annexes de l'intestin digestif.

Les Amphibiens ont aussi trois ébauches pancréatiques, dont l'une dorsale est un diverticule de l'intestin, situé immédiatement

en face de l'ébauche hépatique; les deux autres ventrales naissent avec le foie aux dépens d'une même masse de cellules vitellines.

Chez les embryons des Anamniotes, comme chez les Procordés adultes, les glandes annexes de l'intestin moyen apparaissent donc dans une région bien limitée, située à l'extrémité antérieure de ce segment intestinal spécialement digestif. Les aliments, introduits par la cavité buccale, cheminent dans l'intestin respiratoire et trouvent, dès leur arrivée dans l'intestin moyen, une région très différenciée dans le sens glandulaire, dont la sécrétion a sur eux une puissante action modificatrice. Le reste de l'intestin moyen, tout en gardant un rôle sécréteur digestif moins accusé, est surtout réservé à l'absorption. A l'intestin digestif des Protovertébrés et des larves de Vertébrés inférieurs appartient une région stomacale et des annexes glandulaires dont les principales sont hépatiques et pancréatiques; dans l'intestin absorbant, la digestion s'achève et les produits nutritifs, élaborés par les ferments aux dépens des aliments, sont absorbés et passent dans le milieu interne.

La proximité entre les différentes ébauches hépatiques et pancréatiques, cette véritable parenté topographique entre les rudiments des glandes annexes de l'intestin moyen chez les Vertébrés inférieurs, n'a pas été sans attirer l'attention des observateurs.

Kupffer (93 c), puis **Laguesse** (94 e) ont émis l'hypothèse séduisante que je résume ici en quelques mots. La région élaboratrice du tube digestif des ancêtres des Vertébrés actuels aurait possédé, d'après **Kupffer**, une formation répandue tout le long de l'intestin moyen. De cette formation unique que l'auteur ne précisait pas, se seraient différenciées les glandes annexes de la région duodénale. Les faits sur lesquels s'appuyaient l'illustre embryologiste étaient les suivants : chez l'Ammocœte, l'ébauche du foie est tridiverticulaire; le diverticule médian forme des travées hépatiques et la vésicule biliaire; les bourgeons latéraux forment aussi du tissu hépatique, mais sont homologables aux pancréas ventraux des Vertébrés supérieurs aux Sélaciens; l'ébauche dorsale du pancréas vient en effet se souder au

bourgeon latéral droit, comme à une ébauche ventrale; le conduit excréteur du foie disparaissant, cette glande déverse uniquement ses produits de sécrétion dans l'intestin, par l'intermédiaire du conduit pancréatique dorsal, auquel est annexé un petit amas de tissu glandulaire pancréatique. On a vu au chapitre bibliographique, que l'inexactitude de ces observations avait été démontrée par **Brachet** (97 c).

Laguesse admet aussi une formation glandulaire annexée à l'intestin digestif des ancêtres des Vertébrés. Se fondant sur les connexions intimes qui existent le plus souvent chez les Vertébrés supérieurs, entre les glandes pancréatiques ventrales et les canaux excréteurs du foie, sur les observations de **Kupffer** chez l'Ammocœte et l'Esturgeon (quatre ébauches pancréatiques, deux dorsales, deux ventrales), et aussi sur ses propres constatations chez les Sélaciens, il donne le nom d'*hépato-pancréas* à cette glande annexe primitive, l'assimilant à l'organe hépato-pancréatique des Invertébrés. Cette hypothèse se justifierait encore d'après le même auteur, par les rapports physiologiques qui existent entre les sécrétions externes et internes du pancréas et du foie des Vertébrés adultes.

L'interprétation de **Laguesse** était un peu prématurée; sans revenir sur l'inexactitude des observations de **Kupffer**, prouvée en ce qui concerne *Petromyzon Planeri*, probable chez *Acipenser sturio*, les faits personnels sur lesquels s'appuie **Laguesse**, confirmés d'ailleurs par **Brachet** (96 e), ont reçu de cet auteur une autre interprétation. **Laguesse** homologuait aux pancréas ventraux des animaux, qui en possèdent, les lobes latéraux de l'ébauche hépatique des Sélaciens, **Brachet** a démontré que cette comparaison ne pouvait se soutenir et que l'apparition de ces diverticules n'avait nullement les caractères de celle des ébauches pancréatiques accessoires.

Les observations de **Janosik** (95 j) chez *Lacerta agilis* ne sont pas suffisantes non plus pour confirmer l'hypothèse de l'*hépato-pancréas*. Cet auteur trouve l'ébauche du foie de *Lacerta* sous forme d'amas cellulaires de la face ventrale et antérieure de l'intestin moyen, dans lesquels se forment de petits prolongements de la lumière du tube digestif.

En réalité, d'après les études des différents observateurs cités et les figures qui illustrent leurs travaux, d'après les quelques recherches personnelles que j'ai pu faire, il semble malaisé de caractériser mieux et autrement que par des rapports de voisinage entre les différentes ébauches hépatiques et pancréatiques, la zone digestive de l'intestin moyen des embryons anamniotes. A part les Cyclostomes, où la glande pancréatique serait disposée en bague chevalière autour de l'intestin et au niveau du foie, marquant ainsi nettement une région pancréatique et hépatique du tube digestif, la plupart des autres Anamniotes ont sans doute leurs dispositions primitives et ancestrales de la zone digestive de l'intestin moyen, voilée par l'abondant vitellus qui remplit et déforme le corps de leurs éléments cellulaires. Il est difficile de discerner sous un tel embonpoint, quels furent primitivement les grands traits de la région antérieure de l'intestin moyen des Anamniotes. Pour trouver les rapports primordiaux entre le foie et le pancréas de ces animaux, peut-être ne faudrait-il pas, comme l'ont fait tous les observateurs dont les travaux ont été résumés précédemment, limiter les recherches à des arrangements cellulaires, mais aller plus loin, étudier les modifications qui se passent dans les cellules, qui tapissent la paroi du rudiment de l'intestin digestif. Des caractères cytologiques spéciaux, une élaboration plus rapide des matériaux de réserve, permettraient probablement de réunir entre elles, dans une même zone différenciée, les ébauches du foie et du pancréas.

Chez les Amniotes, au moment où se constituent le foie et le pancréas, la pureté des traits des éléments intestinaux n'est pas altérée par des amas vitellins ; tandis que chez les Anamniotes les cellules d'une même région, appartenant à un même feuillet, ont des dimensions et des formes très variables grâce à leurs réserves, il n'en est pas de même chez les Amniotes. Je me suis efforcé de rechercher chez les embryons de ces animaux, et plus particulièrement chez les Oiseaux, les limites de la région purement digestive de l'intestin moyen, de la zone hépato-pancréatique. Grâce à une méthode de reconstruction graphique d'épaisseur, je suis arrivé à rapporter aux premières

phases de la constitution de l'embryon l'origine des ébauches du foie et du pancréas.

Je vais résumer rapidement mes observations dans les différentes classes de Vertébrés supérieurs et essayer de les raccorder aux faits déjà connus chez ces animaux, concernant les rapports de parenté entre les glandes annexes de l'intestin moyen.

Chez les Reptiles, j'ai étudié quelques stades du développement d'*Anguis fragilis*.

La formation des parois de l'intestin céphalique semble se faire d'une manière identique chez cet animal, à celles de l'intestin moyen et postérieur. Je n'ai étudié que celle de la région antérieure ou digestive de l'intestin moyen. A l'entoderme vitellin a fait suite un feuillet très mince ou entoderme primitif. Dans la région de ce feuillet qui appartient à l'embryon, là où se constituera ultérieurement la gouttière digestive, prennent naissance tout d'abord, deux zones longitudinales épaissies, qui semblent bien présenter, même là où elles ne se trouvent pas en rapport direct avec les protovertèbres, une disposition segmentaire. J'ai donné le nom de *zones hypocœlomiques* ou *segmentaires* à cette première différenciation de l'entoderme primitif; elles se prolongent dans l'intestin céphalique et l'intestin caudal. A la limite entre l'intestin céphalique et l'intestin moyen, la base de ces zones hypocœlomiques s'étale; de chaque côté de la zone hypocœlomique précédente, se trouvent à ce niveau une rangée de petits tubercules d'aspect également segmentaire. Ces tubercules sont situés au-dessous de l'ébauche des veines omphalo-mésentériques, ce sont les *tubercules hépatiques*.

La constitution des parois intestinales primitives se complique alors par l'apparition d'une *zone hypocordale* segmentaire, continue avec celle de l'intestin céphalique et qui correspond dans la région intestinale moyenne à l'hypocorde du tronc des Poissons et des Amphibiens. De plus une région transversale unit les plus postérieurs des tubercules hépatiques, à la zone hypocœlomique correspondante; c'est la *zone veineuse* qui est en rapport étroit avec la veine vitelline correspondante.

Avant l'apparition des diverticules pancréatiques et hépatiques, on a vu qu'au dépens de ces différents épaississements se constituait une zone épaissie, annulaire, tout autour de la région antérieure de l'intestin moyen. Aux dépens des tubercules hépatiques de cet anneau s'édifie l'ébauche du foie. Les zones hypocœlomiques et hypocordales, dans une étendue correspondante à quatre segments protovertébraux, se fondent dans la paroi du diverticule pancréatique dorsal; les ébauches pancréatiques tirent leur origine des zones veineuses qui complétaient cette zone annulaire hépato-pancréatique.

Chez les embryons d'Oiseau étudiés, chez le Canard les zones hypocœlomiques du feuillet entodermique primitif paraissent aussi les plus précoces; disposées longitudinalement et latéralement, elles sont séparées sur la ligne médiane par une zone mince de paroi intestinale. Elles présentent une disposition segmentaire, dès l'apparition des protovertèbres en rapport avec elles. Peu de temps après leur formation, dans la région antérieure de l'ombilic intestinal, région qui correspond à la portion craniale du futur intestin moyen, elles sont longées latéralement par une bande épaissie peu étendue, située comme les tubercules hépatiques de l'*Anguis* au-dessous des ébauches veineuses vitellines. Cette zone longitudinale externe ou ventrale, comme je l'ai nommée dans le cours de la description, présente aussi un certain nombre de reliefs comparables à ceux du Reptile étudié. Cette zone hépatique ou vitelline est réunie à la zone hypocœlomique par une bande épaissie transversale, la zone veineuse. En arrière de ce point, les zones hypocœlomiques, qui se caractérisent par leurs reliefs segmentaires, s'étendent jusqu'à un certain niveau du feuillet intestinal, où elles se fusionnent sur la ligne médiane. A la partie moyenne de cette union, apparaissent quatre reliefs hypocordaux, homologables à quelques-uns des tubercules hypocordaux du tronc de l'Orvet.

L'anneau hépato-pancréatique du Canard est continu à un stade relativement plus précoce que chez le Reptile; il est formé comme chez l'*Anguis*, par un certain nombre d'éléments qui, par leur situation et l'époque de leur formation, semblent assez dis-

tincts. Il se ferme en avant par suite de l'union des épaississements hépatiques sur la ligne médiane et au niveau du bord antérieur de l'ombilic intestinal ; il est continu sur les côtés par les connexions qui existent entre les zones hypocœlomiques et les épaississements hépatiques, par l'intermédiaire des zones veineuses et fermé du côté caudal par l'union qui s'est faite entre les zones hypocœlomiques, par l'interposition des épaississements hypocordaux. On verra plus loin comment s'édifient les ébauches pancréatiques et hépatiques aux dépens de cet anneau, mais il est nécessaire d'attirer l'attention dès à présent sur ce fait, que quatre paires de tubercules segmentaires de la zone hypocœlomique se fusionnent aux quatre tubercules hypocordaux, pour former le pancréas dorsal.

L'étude que j'ai faite d'embryons d'un Chéiroptère m'a montré, chez les Mammifères, l'existence d'une zone annulaire hépato-pancréatique et les dispositions de cet anneau tout à fait comparables à celles présentées chez les embryons de Reptiles et d'Oiseaux.

Les zones hypocœlomiques du feuillet entodermique sont aussi les plus précoces. Ces zones épaissies longitudinales se différencient rapidement en une partie paramédiane, d'aspect segmentaire et à proprement parler hypocœlomique par ses rapports, et en une portion latérale moins étendue, qui est une région hépatique ou vitelline. Épaississements hépatiques, confondus sur la ligne médiane au bord antérieur de l'ombilic intestinal et zones hypocœlomiques sont réunies par une région intermédiaire, la zone veineuse ou pancréatique ventrale. Les zones hypocœlomiques s'unissent sur la ligne médiane. A ce niveau, dans l'étendue qu'occupe la projection de quatre segments mésodermiques, apparaissent quatre tubercules hypocordaux. C'est aux dépens de ces épaississements hypocœlomiques et hypocordaux, dans l'étendue où ils correspondent à quatre protovertèbres, qu'apparaîtra l'ébauche pancréatique dorsale. La fusion en avant des épaississements hépatiques, l'union en arrière des zones hypocœlomiques par l'intermédiaire des tubercules hypocordaux, donne naissance à une zone annulaire continue, hépato-pancréatique.

L'observation en coupe des différents éléments de ces anneaux hépato-pancréatiques, chez les Vertébrés supérieurs, n'est sans doute pas nouvelle. Les zones hypocœlomiques de l'intestin moyen notamment, qui sont particulièrement épaisses et bien marquées, sont reproduites par la plupart des auteurs, qui ont figuré, chez des embryons jeunes, des coupes passant par la région intestinale moyenne. Il était par contre indispensable d'étudier ces formations avec une méthode de reconstruction spéciale, pour en connaître mieux les rapports et en apprécier la constitution. La méthode graphique que j'ai employée m'a permis ainsi d'observer les connexions de cette zone hypocœlomique et sa nature segmentaire, elle m'a amené à trouver, sur les parois de la gouttière digestive des Vertébrés supérieurs, des épaississements hépatiques étudiés seulement en coupe et chez les Oiseaux par les élèves de **Keibel** : **Abraham** (01 k) et **Hildebrandt** (02 k); une zone veineuse ou pancréatique ventrale intermédiaire à la zone hypocœlomique et aux épaississements hépatiques; et enfin une zone hypocordale somatique très étendue chez l'*Anguis*, très fugitive aussi, qui persiste chez ce Reptile et qui apparaît chez l'Oiseau et le Mammifère étudiés, au niveau seulement du futur pancréas dorsal. Ces épaississements hypocordaux du tronc n'ont pas été signalés par MM. les professeurs **Nicolas** (99 m) et **Prenant** (98 m), dont l'étude de l'hypocorde s'est limitée, chez les Oiseaux et les Reptiles, à la région de l'intestin céphalique; quant aux Mammifères, chez les embryons de Chéiroptères étudiés je n'ai trouvé aucune trace d'épaississement hypocordal de la paroi intestinale en une autre région que celle du pancréas dorsal.

Cette zone annulaire hépato-pancréatique différenciée par son épaisseur dans la paroi intestinale, existe-t-elle seulement chez les Amniotes? On a vu plus haut pour quelles raisons, il me paraît impossible de la retrouver dans la plupart des embryons d'Anamniotes par la méthode que j'ai employée. Pourtant le feuillet intestinal de certains Vertébrés inférieurs, tels que les Sélaciens, semble pouvoir se prêter à une étude comparable à celle que j'ai entreprise chez les Vertébrés supérieurs; et d'après l'examen des figures de l'intéressant travail de **Mayr** (97 e), je crois qu'il

serait possible de retrouver chez les Sélaciens un anneau hépato-pancréatique, précédent l'apparition du foie et du pancréas de ces animaux.

L'examen comparatif des graphiques obtenus, dans les différentes classes de Vertébrés supérieurs, a déjà permis au lecteur de constater que l'orientation de l'anneau hépato-pancréatique, par rapport à l'axe du tube digestif, varie suivant les embryons étudiés. Chez le Canard, l'anneau hépato-pancréatique est très fortement oblique par rapport à l'axe théorique du futur intestin moyen. L'anneau hépato-pancréatique se prolonge fort loin vers l'extrémité caudale. Son extrémité postérieure, marquée par le dernier des tubercules hypocordaux, est séparée de son extrémité craniale, qui occupe le bord antérieur ombilical, par une grande distance, appréciable au nombre assez considérable de segments protovertébraux, interposés entre ces deux points. Chez les Reptiles et les Mammifères au contraire, la direction de l'anneau hépato-pancréatique se rapproche beaucoup d'une position perpendiculaire à l'axe du tube digestif. La conséquence de ce fait se déduit facilement de l'examen des graphiques; tandis que, chez le Canard, les différents éléments de l'anneau hépato-pancréatique sont situés à une distance souvent considérable les uns des autres, chez l'Orvet et le Minioptère, les différentes zones précitées sont pressées les unes contre les autres et presque toutes également voisines de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen.

Les tubercules hypocordaux, qui concourent à former le pancréas dorsal, sont situés au même niveau que les segments hypocœlomiques de cette même ébauche; mais le fait le plus remarquable, c'est le peu d'étendue de la zone veineuse ou pancréatique ventrale; sa continuité avec les épaississements hépatiques fait prévoir les rapports que possédera le diverticule pancréatique accessoire; il naîtra sur le conduit excréteur et primitif de l'ébauche hépatique, dans lequel il aura été entraîné à la suite des épaississements hépatiques. Plus l'anneau hépato-pancréatique est oblique par rapport à l'axe du tube digestif, cette obliquité se mesurant par le nombre de protovertèbres comprises entre les premiers des tubercules hypocœlomiques du

pancréas dorsal et le bord antérieur de l'ombilic intestinal, plus les différentes ébauches hépatique et pancréatiques seront distinctes au moment où elles s'isoleront sur le tube digestif. Lorsque l'anneau hépato-pancréatique prendra une situation presque perpendiculaire par rapport à l'axe du tube digestif, les zones veineuses ou pancréatiques ventrales seront très réduites et l'ébauche accessoire du pancréas plus ou moins fusionnée à celle du foie. On a vu dans le chapitre bibliographique que certains animaux appartenant aux Vertébrés inférieurs comme les Sélaciens, ou même un Vertébré supérieur le *Spermophilus*, ne possédaient pas d'ébauches pancréatiques ventrales.

Ce fait ne serait-il pas dû à une position perpendiculaire à l'axe de l'intestin, de l'anneau hépato-pancréatique. Dans ce cas en effet, la zone veineuse doit être extrêmement réduite et se trouve, sitôt l'individualisation de l'ébauche du foie effectuée, incluse dans cet organe. Je ne puis que faire cette supposition en ce qui touche le *Spermophilus*, mais en ce qui concerne les Sélaciens étudiés par **Mayr** (97 e), on remarquera, sur les reconstructions graphiques fort instructives de cet auteur, que l'extrémité antérieure de l'ébauche pancréatique dorsale, alors que le diverticule hépatique est à peine formé, qu'en un mot il n'y a pas eu recul du bord antérieur de l'ombilic intestinal, se trouve au même niveau que cette lèvre ombilicale; l'anneau hépato-pancréatique des Sélaciens s'il existe, et j'ai tout lieu de le croire, est perpendiculaire à l'axe de l'intestin. La région de cet anneau, intermédiaire entre la zone hépatique et la zone pancréatique dorsale, doit être très restreinte et, dès l'apparition des phénomènes de constriction qui isolent le foie, elle doit être entraînée dans le diverticule, ébauche de cet organe.

L'existence des pancréas ventraux me paraît ainsi liée à une simple question de topographie de la zone annulaire hépato-pancréatique. J'insisterai encore plus loin sur la variabilité des rapports de ces organes au moment de leur individualisation, avec le conduit excréteur du foie, mais dès à présent je puis dire que leurs ébauches me paraissent se développer où elles en trouvent la place et quant elles ne sont pas précocement englobées dans celle du foie.

On a vu que cette dernière ébauche prend naissance suivant deux modes très différents. Chez les Vertébrés où le tube digestif ne se forme pas par des phénomènes de soudure portant sur une région restreinte de l'entoderme, le foie se constitue aux dépens de cellules de la paroi ventrale de cet intestin, en arrière de la région branchiale du tube digestif. Ces éléments sont le plus souvent particulièrement riches en réserves vitellines. Dès son apparition, l'ébauche hépatique revêt la forme d'un large diverticule appendu à l'extrémité antérieure et ventrale de l'intestin moyen, immédiatement en arrière de l'intestin céphalique. Cet état persiste peu; tandis que l'extrémité distale du diverticule hépatique se transforme en travées épithéliales du futur parenchyme glandulaire, sa partie proximale qui fournira le canal excréteur se péduculise et s'isole en partie du tube digestif par un processus de constriction. A ce moment, le point où débouche le canal excréteur biliaire ne marque plus exactement la limite entre l'intestin céphalique et l'intestin digestif ou moyen, son orifice, se restreignant, semble reculer sur le tube digestif. Entre son abouchement et l'extrémité postérieure de l'intestin branchial, une nouvelle zone appartenant à l'intestin moyen a pris naissance; on verra plus loin quel nom lui donner.

Les premiers stades du développement du foie d'*Acipenser* rappellent l'individualisation d'un organe hépatique chez les Tuniciers. Le foie de ce Ganoïde prend naissance aux dépens de la paroi du futur estomac; il s'en isole ensuite par des phénomènes de constriction. Il se trouve alors séparé de l'extrémité caudale de l'intestin céphalique ou branchial, par la poche stomacale gonflée de vitellus, dont il vient de se séparer.

Chez les Vertébrés dont l'intestin se constitue par soudure des lèvres d'une gouttière digestive entodermique, l'ébauche du foie doit son origine à des processus de constriction et de soudure. Ses rapports avec la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal sont variables, comme l'ont montré chez différents animaux les élèves de **Keibel**. Les épaississements, qui précèdent l'apparition de l'ébauche diverticulaire, peuvent contracter des positions différentes vis-à-vis de la limite postérieure de l'intestin céphalique; mais comme ces observateurs n'ont pas étudié systéma-

tiquement ces épaississements au moyen d'une méthode de reconstruction, il semble difficile de tirer des conclusions générales de leurs travaux. La vue d'ensemble que je vais donner de l'individualisation d'une ébauche hépatique, chez les Vertébrés dont l'intestin se constitue par isolement d'une gouttière digestive de l'entoderme, découle uniquement de mes recherches personnelles; elle ne s'applique donc qu'aux Amniotes; je pense que l'étude ultérieure des mêmes phénomènes avec des méthodes identiques, chez des Vertébrés inférieurs comparables, conduira aux mêmes conclusions.

On a vu dans l'exposé de mes recherches que, dès la constitution de l'intestin antérieur, les épaississements hépatiques des parois de la gouttière digestive contractaient avec l'extrémité postérieure de cet intestin céphalique, un rapport constant; ceci spécialement chez l'Orvet et le Canard dont j'ai eu plusieurs stades jeunes de développement à ma disposition.

Chez ces deux Sauropsidés, les épaississements hépatiques qui se prolongent du côté caudal, sur les parois de la gouttière digestive, sont fusionnés sur la ligne médiane du côté cranial, dans la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal. A ce niveau l'intestin céphalique s'ouvre dans la gouttière digestive par l'*aditus anterior*. L'examen des graphiques m'a permis de constater que, pendant un temps fort long du développement de ces embryons, la situation de cet *aditus anterior*, par rapport aux différents détails observés sur la paroi de la gouttière digestive et vis-à-vis des protovertèbres, ne change pas. La lèvre antérieure de l'ombilic intestinal occupe un point fixe dans l'embryon. C'est ce point fixe que je considère comme limite entre l'intestin céphalique et l'intestin moyen. C'est à ce niveau que s'arrête, chez les embryons d'Oiseaux, la crête hypocordale céphalique du tube digestif; le cœur et les organes branchiaux sont situés en avant. C'est là que se fait le passage entre l'intestin respiratoire et l'intestin digestif.

On se rappelle que, dans les parois de la gouttière digestive immédiatement contiguës à ce niveau, se trouvaient des zones longitudinales externes ou ventrales et internes ou dorsales, la première est hépatique, la seconde hypocœlomique. La limite

caudale de ces deux épaississements est la zone transversale veineuse ou pancréatique ventrale.

Chez le Reptile et le Mammifère étudié, le diverticule hépatique se constitue par soudure des lèvres de la gouttière digestive, immédiatement en arrière du bord fixe de l'ombilic intestinal, et par un phénomène de constriction, qui isole de la zone hypocœlomique les épaississements hépatiques et les englobe dans la paroi d'un diverticule.

Par suite de la soudure des lèvres de la gouttière digestive en arrière de l'ombilic intestinal, l'intestin tubulé s'était accru de tout un segment, appartenant à la région intestinale moyenne ou digestive. Le phénomène de constriction, qui accompagne le processus de soudure, divise en deux cette zone tubulée néoformée, une portion dorsale qui contient dans ses parois la zone épaissie hypocœlomique précitée, un diverticule hépatique ventral dont l'extrémité craniale s'arrête au niveau du bord fixe et primitif de l'ombilic intestinal, et qui contient les épaississements hépatiques des stades précédents. Par suite de la position presque perpendiculaire de l'anneau hépato-pancréatique par rapport à l'axe du tube digestif, le diverticule du foie, pour se former, dépasse du côté caudal la région des épaississements hépatiques et englobe dans sa base les zones veineuses ou pancréatiques ventrales.

Chez le Canard, par suite de l'obliquité de l'anneau hépato-pancréatique, ce dernier fait ne se produit pas, mais par contre, seul le diverticule hépatique caudal prend naissance comme le cæcum hépatique primitif des Reptiles et des Mammifères. Chez les Oiseaux, par un processus de constriction surajouté à celui qui isole le diverticule caudal, se constitue aux dépens des zones hypocœlomiques, situées au même niveau que les épaississements hépatiques, un nouveau diverticule, le diverticule dorsal. Les processus de constriction qui ont donné naissance à ces diverticules hépatiques, chez l'embryon d'Oiseau, s'arrêtent en avant de la zone veineuse ou pancréatique ventrale. Seul de ces deux conduits hépatiques primitifs, le caudal est homologable au diverticule unique des Reptiles et des Mammifères. A quoi peut être dû ce fait de la formation d'un autre diverticule chez

l'Oiseau? C'est ce que **Choronshitzky** (99 k) a essayé d'expliquer de la façon suivante. Les veines omphalo-mésentériques, qui longent comme on l'a vu les zones pancréatiques ventrales et les épaississements hépatiques, s'unissent chez tous les Vertébrés en avant de l'ébauche hépatique, pour se jeter dans le cœur, par l'intermédiaire du *sinus reuniens*. Chez les Reptiles et les Mammifères, l'ébauche du foie se développe principalement dans le sens transversal; la réunion des deux veines omphalo-mésentériques reste en avant de cette ébauche. Chez les Oiseaux au contraire, le foie a une croissance très marquée du côté céphalique et prend un tel développement, que la réunion des deux veines vitellines se trouve à l'extrémité postérieure de l'ébauche; cette dernière a buté pour ainsi dire contre le *sinus reuniens* et s'est divisée en deux diverticules l'un ventral, l'autre dorsal par rapport à ce canal veineux. Cette hypothèse pourrait être en partie admissible en la transformant de la façon suivante. D'après ce que j'ai observé, pas plus chez les Mammifères et les Reptiles, que chez les Oiseaux, les diverticules hépatiques primitifs n'ont au début un accroissement propre bien marqué; leur extrémité craniale reste fixe, comme primitivement le bord antérieur de l'ombilic intestinal; s'il faut admettre que chez les Oiseaux la division de l'ébauche du foie en deux diverticules est due au système veineux vitellin, c'est grâce au recul du *sinus reuniens* par fusion progressive des veines omphalo-mésentériques et non à l'accroissement de l'ébauche hépatique du côté céphalique que serait due cette division. Mais après mes observations, l'explication de **Choronshitzky** est inacceptable, j'ai exposé en effet pour quels motifs les deux diverticules hépatiques du Canard ne me paraissaient pas pouvoir résulter de la division longitudinale d'un diverticule hépatique unique, comparable à celui de l'Orvet ou du Minioptère.

Une autre question me paraît intimement liée aux faits que je viens d'exposer; c'est celle de la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen chez les Vertébrés adultes.

Remak (55 m) sans connaître du reste la fixité prolongée du bord antérieur de l'ombilic intestinal, divisait le tube digestif en trois régions, un intestin céphalique s'arrêtant en arrière à

l'*aditus anterior*, un intestin moyen allant jusqu'à l'*aditus posterior*, où commençait l'intestin caudal ou postérieur. Le même auteur subdivisait l'intestin céphalique en intestin pharyngien et en intestin antérieur proprement dit. Aux dépens de ce dernier se constitueraient l'œsophage, l'estomac et le duodénum.

A la région intestinale moyenne appartiennent d'après **Kölliker** (79 l), l'estomac, l'intestin grêle et le gros intestin.

Balfour (81c) appuie sa classification sur l'anatomie comparée aussi bien que sur l'embryologie. A l'intestin respiratoire fait suite un intestin digestif ou moyen, qui débute au duodénum. C'est aussi l'avis de **Gegenbaur** (01m); ces deux auteurs s'appuient principalement sur ce fait que, chez l'*Amphioxus* et les Tuniciers, l'intestin garni de branchies s'étend jusqu'à la base du diverticule hépatique, et font remarquer que le pneumogastrique qui innerve l'estomac est essentiellement un nerf respiratoire. Au sujet du premier fait, M. le Professeur **Prenant** (96 m) fait observer que certains zoologistes, entre autres **Rolph**, ont décrit chez l'*Amphioxus* une région intestinale de courte étendue et diminuée de calibre, intermédiaire aux dernières branchies et à la base du cæcum hépatique; cette région serait homologue à l'estomac des Vertébrés. On se rappelle aussi que la glande hépatique des Tuniciers s'individualise dans une région stomacale du tube digestif de ces Procordés. En ce qui concerne l'innervation de l'intestin par le pneumogastrique, a-t-elle la valeur systématique que les auteurs précédents lui reconnaissent? Le développement de l'innervation de la poche stomacale est un phénomène très tardif par rapport à ceux sur lesquels je vais attirer l'attention.

Maurer (02 m) considère aussi l'estomac comme appartenant à l'intestin antérieur. La limite entre l'intestin céphalique et l'intestin moyen est nettement marquée par le point d'origine du foie et du pancréas.

En ce qui me concerne, je ne partage pas l'opinion la plus répandue actuellement, qui consiste à rattacher à l'intestin céphalique primitif l'estomac ou même une partie du duodénum. Je crois que la fixité prolongée de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal peut servir à limiter la région intestinale respiratoire

ou céphalique, de la région moyenne ou digestive. De la portion antérieure de cet intestin moyen s'isolent les glandes annexes, qui sécrètent les liquides élaborateurs des aliments.

Dans la portion du tube digestif qui va du niveau occupé primitivement par la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, jusqu'à la base des diverticules hépatiques, qui appartient par conséquent à ce que je considère comme intestin moyen, se développe comme on l'a vu chez le Canard (pl. XXIV, fig. 4, et pl. XXV, fig. 5) l'estomac et la première portion du duodénum. On sait que les zones hypocœlomiques, qui servent à édifier la majeure partie du pancréas dorsal, se continuent dans la paroi de cette future région gastroduodénale. Les glandes digestives de la paroi stomacale, et probablement de celle du duodénum, se constitueraient aux dépens des mêmes formations primitives que les glandes annexes de l'intestin moyen.

L'individualisation du pancréas dorsal se fait par un processus très simple, une légère évagination de la région dorsale de la gouttière digestive; ainsi prend naissance une gouttière qui se transforme par pédiculisation en un diverticule pancréatique dorsal. Dans les parois de cette gouttière, sont incluses quatre paires d'épaississements segmentaires, appartenant à la région hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique et quatre tubercules hypocordaux. Ces derniers ne sont pas situés au même niveau que les tubercules segmentaires chez le Canard, sans doute à cause de l'obliquité de l'anneau hépato-pancréatique par rapport à l'axe du tube digestif. Ils se rapprochent plus tard des épaississements de la zone hypocœlomique et forment avec eux les parois de la gouttière pancréatique dorsale.

Chez les Amniotes que j'ai étudiés, l'ébauche pancréatique dorsale est donc constituée par quatre segments principaux, composés eux-mêmes de deux parties hypocœlomiques et d'une hypocordale. Ces segments correspondent à quatre somites mésodermiques.

L'ébauche pancréatique dorsale, d'après les figures données par **Mayr** (97 e) et **Stöhr** (95 i) chez les Sélaciens et les Amphibiens, aurait ainsi sur la paroi intestinale l'étendue de quatre protovertèbres.

On se souvient que, chez le Canard, la région de l'anneau hépato-pancréatique, qui donnera naissance aux premiers rudiments des pancréas ventraux, paraît être formée par la réunion de deux parties de l'anneau hépato-pancréatique : une portion principale ou zone veineuse proprement dite et une portion accessoire.

Suivant l'orientation de l'anneau hépato-pancréatique chez les Amniotes, la zone pancréatique ventrale demeurera sur les parois de l'intestin, ainsi chez le Canard, ou sera incorporée dans la base du diverticule hépatique, comme on l'a vu chez l'Orvet ou le Minioptère. Les pancréas accessoires naîtront donc suivant les cas directement sur le futur duodénum ou aux dépens du conduit excréteur primitif du foie, plus ou moins confondus avec l'origine du parenchyme de cette glande.

La formation des ébauches pancréatiques, que je n'ai pu étudier que chez l'Orvet et le Canard, paraît être soumise aussi à un certain nombre de variations; soit que son apparition soit précédée ou non d'une évagination de la zone veineuse, chez le Canard, les trois diverticules principaux qui la constituent, seront branchés sur l'intestin, par l'intermédiaire d'un conduit unique, ou directement, et isolés les uns des autres. En plus de ces diverticules apparaissent, aux dépens de la même zone, des tubercules pleins ou des rudiments de diverticules, qui se perdent dans la base des diverticules hépatiques primitifs et n'ont qu'une existence éphémère; j'ai retrouvé la trace de ces bourgeons pancréatiques ventraux accessoires chez l'Orvet.

On verra plus loin quelle signification il est possible d'accorder, au point de vue de l'embryologie générale, aux différents éléments de l'anneau hépato-pancréatique; à part de légères différences dans l'époque de leur apparition, il semble que tous ces épaississements entodermiques soient identiques et que seuls leurs rapports avec les organes voisins soient dissemblables.

Sans insister ici sur une hypothèse à propos de laquelle je reviendrai dans la seconde partie de ce travail, je pense que les divers éléments de l'anneau hépato-pancréatique donnent naissance à des organes différents, par suite des conditions dissem-

blables dans lesquelles se trouvent placées les ébauches qui en dérivent. Par suite des connexions intimes d'une portion des épaississements en question avec le système veineux, ces régions différenciées du feuillet digestif, qu'elles appartiennent aux épaississements que j'ai nommés hépatiques, ou à la zone qui leur fait suite ou zone pancréatique ventrale, fourniront du tissu hépatique. Ainsi s'expliquerait que certains Vertébrés n'aient pas de pancréas ventraux parce que la région de la paroi abdominale, susceptible de leur donner naissance, a formé du tissu hépatique, et que parfois les ébauches pancréatiques ventrales soient en connexion intime, même presque fusionnées avec le tissu hépatique, comme cela se passerait chez *Triton* d'après Gianelli (01 i).

Comme on le verra dans la suite, les ébauches pancréatiques présentent dès leur origine des rapports assez étroits avec le système veineux, moins intimes pourtant que ceux de l'ébauche hépatique. Une portion assez restreinte des épaississements de l'anneau hépato-pancréatique contribue à édifier les ébauches définitives du pancréas. C'est ce qui est surtout visible en ce qui concerne les pancréas ventraux du Canard. Que deviendront les tubercules accessoires de ces ébauches?

Je n'en ai plus retrouvé aucune trace à des stades un peu avancés. Une hypothèse vient immédiatement à l'esprit et Loisel (02 m) n'a pas manqué de l'émettre dans sa Revue récente des travaux embryologiques; dans certains cas, ces bourgeons accessoires pourraient persister et former, à des stades avancés du développement embryonnaire, de petits amas de tissu pancréatique, appendus aux conduits excréteurs du foie, fait signalé par exemple par Debeyre (00 m) chez les embryons de Rat. Cela se peut, mais rien dans mes observations ne m'a permis de vérifier cette supposition fort naturelle.

Il m'est impossible par contre d'admettre la comparaison que fait Loisel, entre les tubercules segmentaires du pancréas dorsal, que j'avais observés d'abord sur des reconstructions plastiques, avec les faits signalés par Kupffer (92 f) chez l'Esturgeon. A quiconque aura vu seulement les figures du mémoire de Kupffer, cette comparaison paraîtra inacceptable. Le seul fait peut-être qui aurait pu, à un examen superficiel, confirmer chez un autre

Vertébré les observations de cet embryologiste, si du moins elles étaient exactes, serait la distance assez considérable qu'il y a, chez le Canard aux plus jeunes stades, entre les tubercules hypocordaux et les tubercules segmentaires du pancréas dorsal. Mais il n'y a jamais normalement chez cet animal qu'une seule ébauche pancréatique dorsale, qui s'isole aux dépens d'éléments différents, il est vrai, de l'anneau hépato-pancréatique.

Rien dans les notes préliminaires que j'ai publiées, ni dans les recherches ultérieures que j'ai exposées en détail dans le cours de cet article, n'autorise non plus Loisel à considérer comme origine de pancréas accessoires aberrants, l'évolution isolée d'un tubercule hypocœlomique de l'anneau hépato-pancréatique. Ces tubercules, bien que disposés segmentairement, servent à l'édification d'une ébauche qui, est-il besoin de le répéter à nouveau, offre une unité évidente. Je ne voudrais pas non plus que les lecteurs de la Revue de Loisel fussent induits en erreur, par l'interprétation qu'il donne d'une de mes figures (fig. 10 dans la *Revue annuelle d'embryologie*, 2e partie); les reliefs indiqués en 2 *Bd* et 2 *Bg*, n'ont jamais été considérés par moi comme des ébauches pancréatiques ventrales, c'est la section des épaississements longitudinaux ventraux ou hépatiques, dont j'ai longuement parlé durant le cours de ce travail. Ceci dit uniquement pour rectifier certaines inexactitudes et me décharger d'hypothèses et de comparaisons que je n'ai pas faites, qui sont plus que téméraires, et sans rien vouloir ôter à l'intérêt de la Revue de Loisel.

Je rappelle que les zones épaissies hypocœlomiques, en avant du niveau de la zone veineuse, constituent la majeure partie des parois du futur estomac; c'est sans doute aussi à leurs dépens que s'édifient, chez les Poissons, les appendices pyloriques de l'intestin moyen. Une question se posait également, savoir d'où peuvent provenir les pancréas aberrants et accessoires. On a rencontré ces formations en divers points du tube digestif. Völker (01 1) a observé une ébauche pancréatique dorsale aberrante, au côté caudal de la principale, chez un embryon de Porc. On a signalé des pancréas accessoires chez l'adulte en divers points de l'intestin moyen : dans la paroi du duodénum, dans celle de

l'intestin grêle et de l'estomac, dans les divers épiploons. Ces derniers cas semblent être dus à des isolements de portion d'une glande pancréatique déjà différenciée.

On a vu que chez les Reptiles, à des phases jeunes du développement, il était impossible, sans connaître les stades ultérieurs, d'indiquer sur les zones hypocœlomiques ce qui formerait l'ébauche du pancréas dorsal. Une fois le pancréas dorsal nettement visible sur les reconstructions graphiques, ces épaississements longitudinaux deviennent indistincts sur la partie postérieure du tube digestif, ils sont fusionnés comme ils le sont d'une façon précoce chez les Oiseaux. Chez le Minioptère étudié, ils ont beaucoup de points communs avec ceux de l'Orvet. Je ne crois pas que ce soit sur les zones veineuses ou pancréatiques ventrales, qui sont très restreintes et voisines des conduits hépatiques, ni aux dépens des tubercules hypocordaux rudimentaires chez les Oiseaux et les Mammifères, que s'édifient les pancréas aberrants, mais bien plutôt aux dépens des zones hypocœlomiques de la région antérieure de l'intestin moyen. Habituellement, quatre paires de leurs segments seuls se transforment en tissu pancréatique, mais anormalement il est possible que, sans qu'aucune portion destinée aux glandes dorsale ou ventrales ne s'isole, d'autres segments des zones hypocœlomiques soient capables de donner naissance à une masse glandulaire pancréatique. La position de ces pancréas aberrants sera comprise dans le territoire occupé par les zones hypocœlomiques, on pourra les trouver aussi bien sur la paroi de l'estomac que dans celle de l'intestin grêle. Il est probable que ces zones hypocœlomiques n'ont du reste gardé la possibilité de donner naissance à du tissu pancréatique, que dans une région relativement voisine de l'anneau hépato-pancréatique primitif, c'est-à-dire dans toute l'étendue du tube digestif, où on a signalé ces organes aberrants.

L'apparition très précoce chez les Vertébrés étudiés des différents éléments de l'anneau hépato-pancréatique, les dispositions souvent très particulières de ces épaississements de l'entoderme digestif, telles que la correspondance entre la segmentation de la zone hypocœlomique et celle du mésoderme, m'ont amené à

édifier une hypothèse sur la signification des glandes annexes de l'intestin moyen. Cette hypothèse est très voisine de celle qu'avait fondée **Kupffer** (93 c), sur des observations inexactes il est vrai. Je pense comme lui que l'intestin moyen des ancêtres des Vertébrés possédait une formation répandue sur toutes ses parois, aux dépens de laquelle se sont différenciés le foie et le pancréas. **Kupffer** ne dit rien sur ce que pouvait être cette formation; pour moi je suppose qu'elle était essentiellement constituée par des séries d'unités glandulaires, de diverticules par exemple, débouchant dans la région du tube digestif qui faisait suite à l'intestin respiratoire. Chacune de ces séries de glandes était disposée circulairement par rapport à l'intestin et correspondait à un segment mésodermique. L'arrangement de ces différents diverticules était le même pour chacun de ces segments glandulaires, c'est-à-dire que ces diverticules formaient également des séries longitudinales, appartenant à des *adénomères*[1] différents, mais qui possédaient toutes un point commun : leur rapport avec un même organe de l'animal, soit la corde, soit le cœlome, soit le système veineux intestinal; d'où l'existence de diverticules hypocordaux, hypocœlomiques et veineux. Le schéma des figures 59 et 60 montre ce qu'était l'intestin moyen de ces ancêtres des Vertébrés, d'après mon hypothèse. Mes observations ne me permettent pas d'étendre du reste cette supposition au delà des limites de la région antérieure de l'intestin moyen.

Cette hypothèse n'a rien de contradictoire en ce qui concerne la région hypocordale avec ce que **Stöhr** (95 i) a observé chez les Amphibiens, au sujet de l'hypocorde du tronc.

D'après **Stöhr**, cet organe se composerait d'une série de diverticules segmentaires, nés de la paroi dorsale de l'intestin moyen et fusionnés secondairement dans le sens longitudinal. D'autres faits viennent également à l'appui, ainsi l'existence chez les Urodèles de plusieurs canaux excréteurs du pancréas dorsal, dérivant probablement de diverticules multiples et isolés; les observations de **Balfour** (81 f), de M. **Nicolas** (03 f) et

1. De ἀδήν, glande et μέρος, segment.

de **Janosik** (95 j) sur l'origine du foie d'*Acipenser* et de *Lacerta*, aux dépens de diverticules multiples de la paroi intestinale;

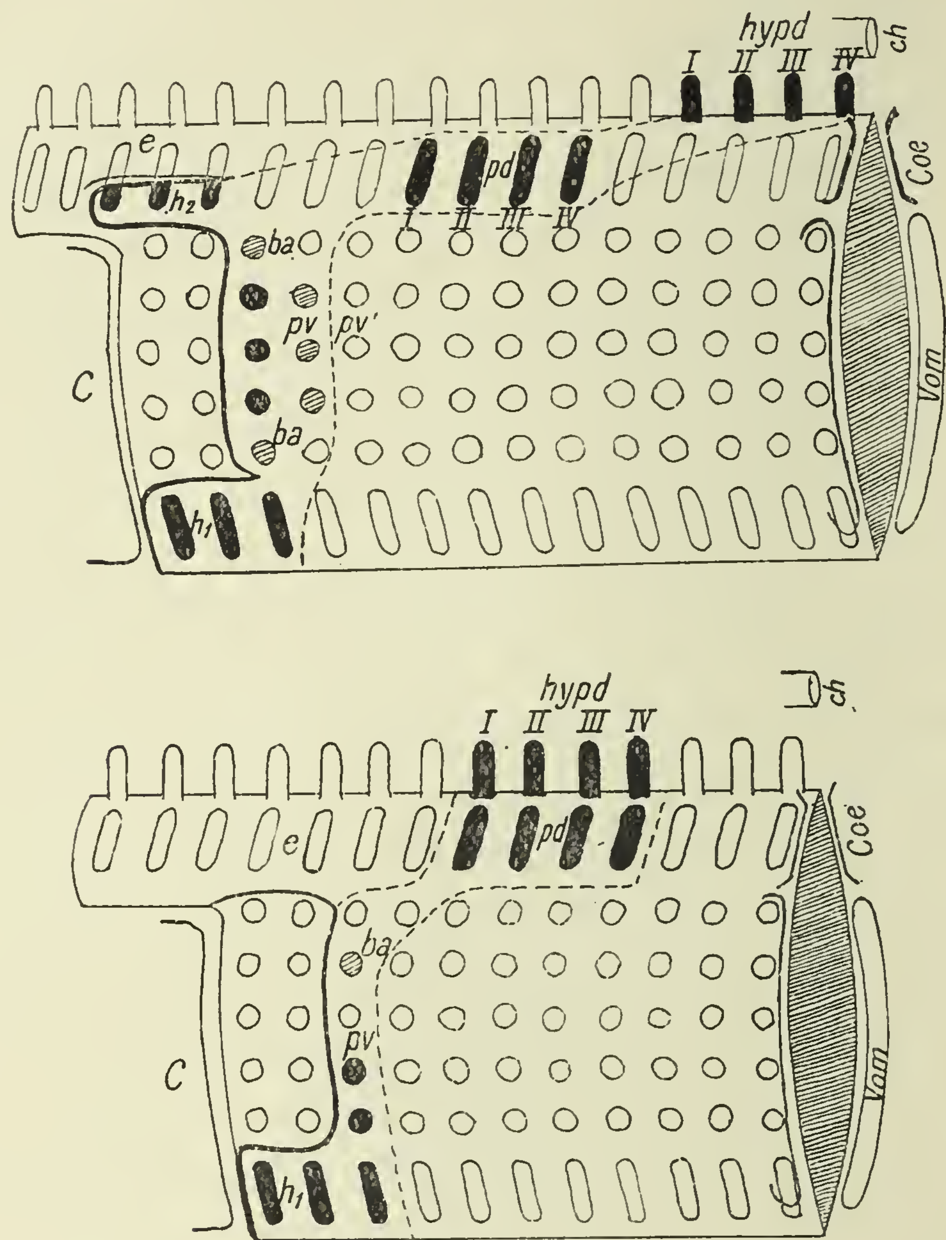


Fig. 59 et 60. — Schémas représentant la disposition des unités glandulaires dans l'intestin moyen des ancêtres des Vertébrés. Chacune de ces unités glandulaires fait partie d'un *adénomère* ou segment glandulaire, disposé annulairement autour du tube digestif. Les séries longitudinales d'unités glandulaires ont des rapports variables. Les unes sont sous la corde dorsale *ch*, ou hypocordales, d'autres recouvertes par le cœlome *cœ*, hypocœlomiques, ou sous-jacentes aux veines vitellines (*vom*); ce sont les unités veineuses ou vitellines. En *c* est l'ébauche du cœur.
Les unités glandulaires figurées en noir sont celles qui persistent chez les Amniotes actuels. La figure 59 se rapporte aux embryons de Canard, la figure 60 aux embryons d'Orvet et de Minioptère. En pointillé sont indiquées les limites de l'anneau hépato-pancréatique. — *hypd* I, II, III et IV, tubercules hypocordaux du pancréas dorsal; *pd* I, II, III et IV, épaississements hypocœlomiques du pancréas dorsal; *pv*, *pv'*, unités glandulaires des zones pancréatiques ventrales principale et accessoire; *ba*, bourgeons accessoires du pancréas ventral; h_1, tubercules, hépatiques; h_2 portion des épaississements hypocœlomiques donnant naissance au diverticule hépatique cranial du Canard; *e*, future région stomacale; un trait plein indique le recul de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, qui donne naissance aux diverticules hépatiques.

mes recherches personnelles sur le pancréas ventral du Canard, formé de plusieurs diverticules isolés et de bourgeons accessoires; et enfin les dispositions les plus fréquentes de l'organe

hépatique des Procordés, une série de tubes débouchant isolés les uns des autres dans l'intestin digestif.

De cette formation glandulaire continue, dont des traces bien marquées n'apparaissent parmi les embryons que j'ai étudiés que chez l'*Anguis*, il ne persiste chez les Mammifères et les Oiseaux, ou chez les embryons de Reptiles plus avancés dans leur développement, qu'un certain nombre d'unités glandulaires, réparties suivant un anneau autour du tube digestif, l'*anneau hépato-pancréatique*.

Examinons d'après l'hypothèse que j'ai faite, la constitution de cet anneau hépato-pancréatique.

En ce qui concerne le pancréas dorsal, quatre paires d'unités glandulaires hypocœlomiques, unies à autant d'unités hypocordales, ont seules persisté chez les Amniotes et peut-être aussi les Anamniotes actuels. Leur trace se retrouve dans les épaississements segmentaires des zones hypocœlomiques et les tubercules hypocordaux décrits précédemment; mais tandis que, chez l'Orvet et le Minioptère, les unités hypocordales, destinées au pancréas dorsal actuel, appartiennent aux mêmes *adénomères* que les unités hypocœlomiques correspondantes, il n'en est pas de même chez le Canard (voir le schéma des figures 59 et 60).

L'ébauche du foie de l'Orvet et probablement aussi celle des Mammifères, de même que le diverticule hépatique caudal du Canard, se sont édifiés aux dépens d'unités glandulaires ventrales de l'intestin moyen ancestral, unités appartenant à trois ou quatre *adénomères*.

Le diverticule hépatique cranial du Canard s'est constitué aux dépens d'unités de la zone hypocœlomique, et n'a pas d'homologue dans l'ébauche du foie des autres Vertébrés.

L'ébauche des pancréas ventraux semble n'avoir conservé une allure réellement primitive que dans le type B de sa formation, chez le Canard. Elle dérive de chaque côté, d'unités glandulaires de la zone veineuse appartenant à deux *adénomères* successifs; mais de ces unités glandulaires, seules trois se retrouvent dans les diverticules principaux et persistants des pancréas ventraux, les autres n'apparaissent que sous forme de tubercules accessoires et disparaissent sans laisser de trace.

Les phénomènes de constriction qui isolent l'ébauche hépatique, laissent dans la paroi de l'intestin gastro-duodénal un certain nombre d'unités glandulaires hypocœlomiques ou hypocordales. Ces dernières n'apparaissent à ce niveau, que chez les jeunes embryons d'Orvet, je n'en ai trouvé aucune trace chez les Oiseaux et les Mammifères; c'est aux dépens de ces éléments de l'intestin digestif ancestral que se formeront les glandes gastriques; je trouve aussi, dans les appendices pyloriques des Poissons, des représentants des unités glandulaires primitives, constituées peut-être chacune par un nombre assez considérable de diverticules.

La disposition segmentaire des appendices pyloriques se présente parfois, ainsi chez les Clupéides tels que *Chatœssus* (Gegenbaur, 01 m).

La position de ces diverticules n'est pas toujours craniale par rapport aux origines des ébauches pancréatiques et hépatique (voir la figure que donne Gegenbaur de l'intestin et du foie de *Caranx trachurus*); il est possible qu'ils dérivent dans ce cas d'unités glandulaires, situées au côté postérieur de l'anneau hépato-pancréatique; mais leurs rapports d'origine, avec les glandes annexes principales de l'intestin moyen, sont trop peu étroits, pour me faire supposer que des éléments de l'anneau hépato-pancréatique participent à leur formation. Enfin les petits épaississements qui apparaissent sur les graphiques aux côtés du pancréas dorsal et en arrière de l'ébauche de cet organe, et qui précèdent la naissance du feuillet glandulaire intestinal, peuvent aussi être assimilés à des unités glandulaires ancestrales.

— Je résume en quelques propositions la conclusion de ces premières recherches.

1° Chez les Amniotes et fort probablement chez les Anamniotes, les glandes annexes de l'intestin moyen se constituent aux dépens d'une formation différenciée des parois de l'intestin moyen, formation que j'ai nommée *zone annulaire hépato-pancréatique.*

2° Cette zone annulaire est formée d'éléments différents qui, par leurs rapports avec les organes voisins et leurs dispositions

primitives, me paraissent mériter les noms suivants : *tubercules hypocordaux*, *épaississements segmentaires* et *hypocœlomiques*, *zones veineuses* ou *pancréatiques ventrales*, *épaississements hépatiques*.

3° L'ébauche hépatique se constitue par des phénomènes de soudure et de constriction, qui englobent dans un diverticule unique chez les Reptiles et les Mammifères, ou dans un conduit primitif caudal chez les Oiseaux, les épaississements hépatiques. L'ébauche hépatique de l'Oiseau est compliquée par la présence d'un diverticule dorsal, qui s'isole aux dépens des épaississements hypocœlomiques et n'a pas d'homologue chez les autres Amniotes.

4° Par des processus légèrement différents, les ébauches pancréatiques ventrales s'édifient dans les zones veineuses de l'anneau hépato-pancréatique. Suivant l'orientation de cet anneau vis-à-vis de l'axe de l'intestin, elles contractent des rapports plus ou moins étroits avec les canaux excréteurs de l'ébauche hépatique.

5° Le pancréas dorsal dérive de quatre paires de segments des zones hypocœlomiques et de quatre tubercules hypocordaux. La région intestinale, tapissée par ces épaississements, subit un premier degré d'évagination qui la transforme en une gouttière pancréatique dorsale. Cette gouttière, s'isolant plus complètement, devient un diverticule pédiculé et appendu à l'intestin.

6° L'ébauche hépatique s'isole d'une portion de tube digestif qui appartient également à l'intestin moyen, c'est l'ébauche de l'estomac et de la première portion du duodénum. La division de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen que j'ai admise, et qui est fondée sur la fixité persistante pendant un temps relativement long de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal, fait passer la limite entre la région respiratoire et la région digestive de l'intestin, en avant de l'estomac.

7° Les glandes annexes de l'intestin moyen, foie, pancréas dorsal et pancréas ventraux et probablement aussi les appendices pyloriques, les glandes gastriques et intestinales, dérivent d'une formation glandulaire primitive qui tapissait l'intestin moyen des ancêtres des Vertébrés actuels. Les caractères de

cette formation étaient une disposition segmentaire et en séries longitudinales d'unités glandulaires, dont les traces se retrouvent actuellement dans les différentes formations précoces de l'intestin moyen, chez les embryons d'Amniotes.

Index bibliographique.

Revues générales concernant le développement des glandes annexes de l'intestin moyen chez les Vertébrés.

1894 a. LAGUESSE. — Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XXX.
1896 a. BRACHET. — Die Entwickelung und Histogenese der Leber und der Pankreas. *Ergebn. der Anat. und Entwick.*, Bd VI.
1902 a. PIPER. — Die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. *Inaug. Diss.*, Freiburg i. Br.

PROCORDÉS.

1867 b. KOWALEVSKY. — Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. *Mémoires de l'Académie impériale des Sciences*, St-Pétersbourg, 7e série, vol. XI.
1872 b. GIARD. — Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, vol. I.
1874 b. DE LACAZE-DUTHIERS. — Les Ascidies simples des côtes de France. *Archives de zoologie expérimentale*. vol. III.
1882 b. DELLA VALLE. — Recherches sur l'anatomie des Ascidies composées. *Archiv. ital. de Biologie*, vol. II.
1884 b. ROULE. — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadées). *Annales du Mus. hist. nat.*, Marseille, vol. II.
1885 b. ROULE. — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. *Ann. Scienc. nat.*, vol. XX.
1887 b. CHUN. — Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen. *Biblioth. zoologica*, Heft 1.
1888 b. MAURICE. — Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum*). *Archiv. de Biologie*, vol. VIII.
1890 b. LAHILLE. — Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. *Thèse de doctorat ès sciences*, Toulouse.
1893 b. SPENGEL. — Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XVIII. Monographie. Berlin.
1895 b. VON WINIWARTER. — Note sur la glande annexe du tube digestif des Ascidies simples. *Arch. de Biol.*, vol. XIV.
1898 b. HAMMAR. — Zur Kenntniss der Leberentwicklung bei *Amphioxus*. *Anatom. Anzeig.*, Bd XIV.
1898 b. DELAGE ET HÉROUARD. — Traité de zoologie concrète, t. VIII. Les Procordés.

CYCLOSTOMES.

Petromyzontides.

1875 c. LANGERHANS. — Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*. *Abh. naturforsch. Gesellsch.*, Freiburg i. Br.
1879 c. SCHNEIDER. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin.

1881 c. BALFOUR. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Traduction française, Paris, 1885.

1882 c et 1884 c. LEGOUIS. — Recherches sur le pancréas des Cyclostomes et sur le pancréas et le foie dénué de canal abducteur propre chez le *Petromyzon marinus*. *Annales de la Société scientifique de Bruxelles*, 1re partie, t. VI; 2e partie, t. VIII.

1890 c. GÖTTE. — Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*). *Abhandl. zur Entwicklungsgesch. der Tiere*. Heft V, Hamburg und Leipzig.

1890 c. NESTLER. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neunaugen (*Petromyzon Planeri*). *Archiv f. Naturgesch. Jahrg.*, 56 et *Inaug. Diss.*, Leipzig.

1891 c. BUJOR. — Contribution à l'étude de la métamorphose de l'*Ammocœtes branchialis* en *Petromyzon Planeri*. *Revue biologique du nord de la France*, t. III.

1893 c. V. KUPFFER. — Ueber das Pankreas bei *Ammocœtes*. *Sitz. Bericht. der Gesellsch. f. Morphologie una Physiologie in München*, Bd IX, H. 2.

1897 c. BRACHET. — Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'*Ammocœtes*. *Anatom. Anzeiger*, Bd XIII.

1900 c. GIACOMINI. — Sul pancreas dei Petromizonti con particolare riguardo al pancreas di *Petromyzon marinus*. *Verhandl. d. Anatom. Gesell.*, Pavia. *Ergänzungsheft zum Anatom. Anzeig.*, Bd XVIII.

Myxinoïdes.

1896 d. MAAS. — Ueber ein Pankreas-änliches Organ bei Myxine. *Sitz. Bericht. d. Gesellsch. f. Morphol. und Phys. in München*, Bd XII.

1896 d. MAAS. — Ueber ein pankreasartiges Organ bei *Bdellostoma*. *Anatom. Anzeig.*, Bd XII.

1897 d. HOLM. — Ueber den feinern Bau der Leber bei den niedern Wirbelthieren. *Inaug. Diss.*, Freiburg i. Br.

SÉLACIENS.

1878 e. BALFOUR. — A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London.

1881 e. BALFOUR. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Traduction française, 1885.

1893 e. HAMMAR. — Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren Embryonalen Leberentwicklung. *Archiv f. Anat. und Phys. Anat. Abth.*

1894 e. LAGUESSE. — Développement du pancréas chez les Sélaciens. *Bibliographie anatomique*, t. II.

1896 e. BRACHET. — Recherches sur le développement du pancréas et du foie. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XXXII.

1897 e. HAMMAR. — Ueber einige Hauptzüge der ersten Embryonalen Leberentwicklung. *Anat. Anzeiger*, Bd XIII.

1897 e. MAYR. — Ueber die Entwicklung des Pankreas bei Selachiern. *Anat. Hefte*, Bd VIII.

1899 e. CHORONSHITZKY. — Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbelthiere. *Anat. Hefte*, Bd XIII.

TÉLÉOSTOMES.

Ganoïdes.

1880 f. SALENSKY. — Développement d'*Acipenser ruthenus*. *Travaux de la Société des naturalistes de Kazan*, t. X (en russe).

1881 f. BALFOUR. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Traduct. française, 1885.

1882 f. BALFOUR AND PARKER. — On the Structure and development of *Lepidosteus*. *Philosoph. Transact. of the Royal Society*, part. II.

1892 f. KUPFFER. — Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas. *München. medizin. Abhandl.*, VII, Heft 4.
1896 f. DEAN. — The early development of *Amia. Quaterl. Journal of micr. Science*, vol. XXXVIII.
1897 f. DEAN. — On the larval development of *Amia calva. Zool. Jahrb.*, IX.
1902 f. PIPER. — Die Entwicklung von Leber, Pankreas, Schwimmblase und Milz bei *Amia calva. Verh. der. Anat. Gesellsch.*, Halle.
1902 f. PIPER. — Die Entwicklung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei *Amia calva. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abth.* Supplement Band.
1903 f. A. NICOLAS. — Le développement du foie, du pancréas et de la rate chez le Sterlet. *Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*, 5e session, Liège.

Dipneustes.

1901 g. SEMON. — Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus Forsteri. Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere*, Heft III.

Téléostéens.

1881 h. BALFOUR. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Traduct. française, 1885.
1889 h. LAGUESSE. — Développement du pancréas chez les Poissons osseux. *Comptes rendus Soc. Biolog.*, sér. IX, t. I.
1891 h. LAGUESSE. — Structure du pancréas et pancréas intra-hépatique chez les Poissons. *Compt. rend. Acad. des Sciences.*
1893 h. GÖPPERT. — Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier. *Morphol. Jahrb.*, XX.
1893 h. LAGUESSE. — Sur les bourgeons pancréatiques accessoires et l'origine du canal pancréatique chez les Poissons. *Compt. rend. Soc. Biologie.*
1893 h. STÖHR. — Die Entwicklung von Leber und Pankreas der Forelle. *Anat. Anzeig.*, VIII.
1894 h. LAGUESSE. — Développement du pancréas chez les Poissons osseux. *Journal de l'anat. et de la physiol.*, t. XXX.
1899 h. STRICKER. — Plattenmodelle zur Entwicklung von Darm, Leber, Pankreas und Schwimmblase der Forelle. *Intern. Monatschrift f. Anat. und Phys.*, Bd XVI.

AMPHIBIENS.

1875 i. GÖTTE. — Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig.
1881 i. BALFOUR. — Traité d'embryologie. Traduct. franç.
1891 i. SHORE. — Notes on the origin of the liver. *Journ. of anat. and physiol.*, Vol. XXV.
1891 i. GÖPPERT. — Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. *Morphol. Jahrb.*, XVII.
1894 i. MINOT. — Traité d'embryologie humaine. Traduction allemande.
1895 i. WEYSSE. — Ueber die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanals beim Frosch. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVI.
1895 i. STÖHR. — Ueber Entwicklung von Hypochorda und Pankreas bei *Rana. Verh. der anat. Gesell.*
1895 i. STÖHR. — Ueber die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei *Rana temporaria. Morphol. Jahrb.*, Bd XXIII.
1896 i. HERTWIG. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Iena.
1897 i. HAMMAR. — Einiges über die Duplicität der ventralen Pankreasanlage. *Anat. Anzeiger.* Bd XIII.
1897 i. WOIT. — Zur Entwicklung der Milz. *Anat. Hefte*, Bd IX.
1898 i. KOLLMANN. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Iena.
1899 i. CHORONSHITZKY. — Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase. Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems. *Anat. Hefte*, Bd XIII.

1901 i. GIANELLI. — Sullo sviluppo del pancreas e delle giandhole intraparietali del tubo digestivo negli Anfibii urodeli. *Monitor. zool. Ital.*, année 12.

1902 i. GIANELLI. — Sullo sviluppo del pancreas e della ghiandole intraparietali del tubo digestivo negli Anfibii urodeli. con qualche accenno allo sviluppo del fegato e dei pulmoni. *Arch. ital. anat. et embriol.*, vol. I.

REPTILES.

1839 j. RATHKE. — Entwickelungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*). Kœnigsberg.

1890 j. HOFFMANN. — Broun's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd VI, Abt. III Reptilien, Leipzig.

1893 j. HAMMAR. — Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren Embryonalen Leberentwicklung. *Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth.*

1893 j. SAINT-REMY. — Recherches sur le développement du pancréas chez les Reptiles. *Journ. de l'anat. et de la phys.* t. XIX.

1893 j. SAINT-REMY. — Recherches sur le développement du pancréas chez les Ophidiens. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences.*

1895 j. JANOSIK. — Le pancréas et la rate. *Bibliographie anatomique*, t. III.

1896 j. BRACHET. — Recherches sur le développement du pancréas et du foie. *Journal de l'anat. et de la phys.* t. XXXII.

1897 j. HAMMAR. — Einiges über die Duplicität der ventralen Pankreasanlage. *Anat. Anzeiger*, Bd XIII.

1899 j. CHORONSHITZKY. — Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems. *Anat. Hefte*, Bd XIII.

1899 j. ORRU. — Sullo sviluppo del pancreas e del fegato nel *Gongylus ocellatus*. *Bull. R. accad. med. Roma*, anno 25.

1899 j. GIANELLI. — Sullo sviluppo del pancreas nella *Seps chalcides* con qualche accenno allo sviluppo del fegato e della milza. *Ric. Labor. anat. norm. univ. Roma*, vol. VII.

1900 j. GLAS. — Ueber die Entwickelung der Milz bei *Tropidonotus natrix. Sitz. Bericht. k. akad. Wiss. Wien*, Nat. Mat. Cl.

1901 j. VÖLKER. — Entwickelung des Pankreas bei den Amnioten. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LIX.

1902 j. LAGUESSE. — Sur la structure du pancréas chez quelques Ophidiens et particulièrement sur les ilots endocrines. *Arch. d'anat. microscopique*, t. IV.

1902 j. TECQMENNE. — Sur le développement du pancréas ventral chez *Lacerta muralis. Anatom. Anzeiger*, Bd XXI.

1903 j. PETER. Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen. IV. V. Die Exträmitätenscheitelleiste der Amnioten und die Anlage der Mitteldarmdrüsen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd LXI.

OISEAUX.

1867 k. GÖTTE. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hünchen. Tübingen.

1873 k. SCHENK. — Die Bauchspeicheldrüse des Embryo. *Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften*, Wien.

1876 k. FOSTER et BALFOUR. — Éléments d'embryologie. Traduction française, Paris, 1877.

1879 k. KÖLLIKER. — Embryologie. Traduction française, 1882.

1881 k. BALFOUR. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Traduction française, Paris, 1885.

1889 k. M. DUVAL. — Atlas d'embryologie. Paris.

1891 k. SHORE. — Notes on the origin of the liver. *Journ. of anatomy and physiology*, Bd XXV.

1892 k. FELIX. — Zur Leber und Pankreas Entwicklung. *Arch. für Anat. und Physiolog.* Anat. Abth.

1893 k. Hammar. — Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren embryonalen Leberentwicklung. *Arch. für Anat. und Phys.*

1893 k. Saint-Remy. — Recherches sur le développement du pancréas chez les Oiseaux. *Revue biologique du nord de la France.*

1895 k. Janosik. — Le pancréas et la rate. *Bibliographie anatomique*, t. III.

1897 k. Hammar. — Ueber einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwicklung. *Anat. Anzeig.*, XIII.

1897 k. Woit. — Zur Entwicklung der Milz. *Anat. Hefte*, Bd IX.

1898 k. Brouha. — Sur les premières phases du développement du foie et sur l'évolution des pancréas ventraux chez les Oiseaux. *Anatom. Anzeiger.*

1898 k. Brouha. — Recherches sur le développement du foie, du pancréas, de la cloison mésentérique et des cavités hépato-entériques chez les Oiseaux. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XXXIV.

1899 k Choronshitzky. — Die Enstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbelthiere. *Anat. Hefte*, Bd XIII.

1901 k. Abraham. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus*). *Anat. Hefte*, H. LVI, LVII.

1902 k. Weber. — Les premières phases du développement du pancréas chez le Canard. *Bibliographie anatomique*, t. X.

1902 k. Hildebrandt. — Die erste Leberentwickelung beim Vogel. *Inaug. Diss.*, Freiburg i. Br.

1902 k. Weber. — Sur les origines des ébauches pancréatiques chez le Canard. *Comptes rendus de l'Association des anatomistes*, 4e session, Montpellier.

1902 k. Weber. — Recherches sur le développement du foie chez le Canard. *Bibliographie anatomique*, t. XI.

1902 k. Weber. — Quelques faits concernant le développement de l'intestin moyen et de ses glandes annexes chez les Oiseaux. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, novembre 1902.

1903 k. Weber. — L'évolution des conduits pancréatiques chez les embryons de Canard. *Bibliographie anatomique*, t. XI.

Mammifères.

1879 l. Kölliker. — Embryologie. Traduction française, Paris, 1882.

1880-85 l. His. — Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig.

1881 l. His. — Mitteilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. *Arch. f. Anat. und Phys.*

1881 l. Balfour. — Traité d'embryologie et d'organogénie comparées. Traduction française, 1885.

1887 l. Janosik. — Zwei junge menschliche Embryonen. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXX.

1888 l. Phisalix. — Étude d'un embryon humain de 10 mm. *Arch. de zool. expérimentale et générale*, sér. 2, t. VI.

1889 l. Zimmermann. — Reconstruction eines menschlichen Embryon von 7 mm. Länge. *Verhandl. anat. Gesell.*

1891 l. Stoss. — Zur Entwicklungsgeschichte des Pankreas. *Anat. Anzeig.*, Bd VI.

1892 l. Stoss. — Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane vorgenommen an Schafsembryonen. *Inaug. Diss.*, Leipzig.

1892 l. Felix. — Zur Leber und Pankreasentwicklung. *Arch. f. Anat. und Phys.*

1892 l. Hamburger. — Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. *Anat. Anzeig.*

1892 l. Endres. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmes, des Darmgekröse und der Bauchspeicheldrüse. *Arch. f. mikr. Anat.*

1893 l. Schirmer. — Beiträge zur Geschichte und Anatomie des Pankreas. *Inaug. Diss.*, Bâle.

1893 l. Hammar. — Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren Embryonalen Leberentwicklung. *Arch. f. Anat. und Phys.*

1894 l. Minot. — Traité d'embryologie humaine. Traduction allemande.

1895 l. Jankelowitz. — Ein junger menschlicher Embryo und die Entwicklung des Pankreas bei demselben. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XLVI.

1895 l. WLASSOW. — Zur Entwicklung des Pankreas beim Schwein. *Morph. Arbeiten*, Bd IV.

1895 l. JANOSIK. — Le pancréas et la rate. *Bibliographie anatomique*, t. III.

1895 l. JOUBIN. — Contribution à l'étude du pancréas chez le Lapin. *Bibliographie anatomique*, t. III.

1895 l. JOUBIN. — Contribution à l'étude du développement des canaux pancréatiques. Thèse de Lille.

1896 l. SCHULTZE. — Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig.

1896 l. BROMAN. — Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm. Länge, etc. *Morph. Arb.*, Bd V.

1896 l. HERTWIG. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Iena.

1896 l. BRACHET. — Recherches sur le développement du pancréas et du foie. *Journ. anat. et phys.*, t. XXXII.

1897 l. HAMMAR. — Ueber einige Hauptzüge der ersten Embryonalen Leberentwicklung. *Anat. Anzeig.*, Bd XIII.

1897 l. HAMMAR. — Einiges über die Duplicität der ventralen Pankreasanlage. *Anat. Anzeig.*, Bd XIII.

1897 l. LAGUESSE. — Sur les principaux stades du développement histogénique du pancréas. *Verh. anat. Gesell.*

1897 l. SWAEN. — Développement du foie, du tube digestif, du péritoine et du mésentère. *Journal de l'anat. et de la phys.*

1898 l. KOLLMANN. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Iena.

1899 l. CHORONSHITZKY. — Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse, und der Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. *Anat. Hefte*, Bd XIII.

1900 l. PIPER. — Ein menschlichen Embryo von 6,8 mm. Nackenlinie. *Arch. f. Anat. und Phys.*

1900 l. HELLY. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pankreasanlagen und Duodenalpapillen des Menschen. *Arch. f. mikr. anat.* Bd. LVI.

1901 l. HELLY. — Zur Pankreasentwicklung der Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LVII.

1901 l. VÖLKER. — Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei der Amnioten. *Arch. f. mikr. Anat.*

1902 l. KEIBEL. — Einige Mitteilungen über die Entwicklung von *Echidna* (Pankreas, Cloake, *canalis neurentericus*). *Comptes rendus de l'Association des anatomistes*, 4e session. Montpellier.

AUTRES TRAVAUX CITÉS.

1828 m. V. BAER. — Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg.

1899 m. BONDOUY. — Du rôle des tubes pyloriques dans la digestion chez les Téléostéens. *Arch. zool. exp. et gén.*, sér. 3, t. VII.

1900 m. DEBEYRE. — Bourgeons pancréatiques multiples sur le conduit hépatique primitif. *Compt. rend. Soc. Biolog.*

1901 m. GEGENBAUR. — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd II. Leipzig.

1902 m. HAMMAR. — Studien über die Entwicklung des Vorderdarms und einiger angrenzenden Organe, Abth. I. Allgemeine Morphologie der Schlundspalten, etc. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LXIX.

1868 m. HIS. — Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hünchens im Ei. Leipzig.

1873 m. LEGOUIS. — Recherches sur les tubes de Weber et le pancréas des Poissons osseux. *Ann. des Sciences nat.*

1902 m. LOISEL. — Revue annuelle d'Embryologie, 2e partie. *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, année 13, n° 24.

1902 m. MAURER. — Die Entwicklung des Darmsystems. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere. HERTWIG. Lief 6.

1899 m. A. Nicolas. — Sur la crête et la gouttière hypocordales des embryons d'Oiseaux. *Comptes rendus de l'Association des anatomistes*, 1re session, Paris.
1896 m. A. Prenant. — Éléments d'embryologie de l'Homme et des Vertébrés. t. II, Organogénie.
1898 m. A. Prenant. — Contribution à l'embryologie des Reptiles. Sur un organe des embryons de Reptiles comparable à l'hypocorde des Ichtyopsidés. *Journal de l'anat. et de la phys.*, t. XXXIV.
1855 m. Remak. — Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin.
1902 m. Weber. — Une méthode de reconstruction graphique d'épaisseurs et quelques-unes de ses applications à l'embryologie. *Bibliographie anatomique*, t. XI.
1902 m. Weber. — Recherches sur les premières phases du développement du cœur chez le Canard. *Bibliographie anatomique*, t. XI.
1886 m. Wiedersheim. — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Iena.

Explication des planches XVII à XXVII.

Les chiffres romains en noir numérotent les segments hypocœlomiques *pd* ou hypocordaux *hypd* du pancréas dorsal ; les chiffres romains en bleu indiquent les paires de somites comptées dans le sens cranio-caudal, les traits rouges la position des divisions cellulaires indirectes et la direction du fuseau de ces mitoses; les points rouges se rapportent aux divisions perpendiculaires au plan de reconstruction.

Lettres communes à toutes les figures.

Ao, projection ou coupe des vaisseaux aortiques.
ch, projection ou coupe de la corde dorsale.
E, région stomacale du tube digestif.
Ect, ectoderme.
Ent, entoderme.
Gh, gouttière hépatique.
Gi, gouttière intestinale.
Gm, gouttière médullaire.
Hych, *Hych'*, épaississements hypocordaux.
Hypd, portion hypocordale de l'ébauche du pancréas dorsal.
h_1, zone vitelline ou hépatique de l'anneau hépato-pancréatique.
h_2, portion de la zone hypocœlomique qui donnera naissance au diverticule hépatique cranial.
Ic, intestin céphalique ou antérieur.
m, mésoderme.
mes, mésenchyme.
pd, portion hypocœlomique de l'ébauche du pancréas dorsal.
pv, zone veineuse ou pancréatique ventrale de l'anneau hépato-pancréatique.
pv', zone pancréatique ventrale accessoire.
Rc, repli céphalique de l'embryon.
S, somite.
th, tubercules hépatiques.
tn, tube nerveux.
Vo, veines ombilicales.
Vomd, *Vomg*, veines omphalo-mésentériques droite et gauche.
Zc, épaississements hypocœlomiques du feuillet entodermique.

Planche XVII. — Reconstruction graphique d'épaisseur du feuillet entodermique dans la région embryonnaire ; stade I. Embryon de Canard de deux paires de protovertèbres. Grossissement 200 diamètres. Le millimètre a servi d'unité de mesure. La reconstruction a pour limites du côté cranial l'*aditus anterior*; elle s'arrête du côté caudal un peu en avant du canal neurentérique. — *x*, zone du feuillet entodermique fusionnée avec la corde dorsale. — *Hych'*, épaississements médians de l'entoderme, présentant une structure différente de ceux figurés en *Hych* (se reporter à ce propos au texte, stade I, et aux coupes figurées planche XXIII, figures 7 et 8).

PLANCHE XVIII. — Reconstruction graphique d'épaisseur d'une portion du feuillet intestinal au stade II. Embryon de Canard de 8 paires de protovertèbres, même grossissement et même unité de mesure que pour le stade I. La reconstruction intéresse une partie de la paroi dorsale de l'intestin céphalique, et s'arrête du côté caudal entre l'*aditus anterior* et le canal neurentérique, à un niveau plus voisin de cette dernière formation que de l'intestin céphalique. — A la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal appartiennent les épaississements h_1 et h_2, qui sont rejetés sur les côtés du graphique et sont en réalité médians et ventraux, par rapport à l'extrémité postérieure de l'intestin céphalique. Ces épaississements ferment ainsi en avant l'anneau hépato-pancréatique, qui se complète en arrière au niveau des segments hypocœlomiques *pd*, et de l'épaississement hypocordal primitif *Hypd* du pancréas dorsal. — La zone pancréatique ventrale accessoire *pv'* est décrite à propos du stade IV.

PLANCHE XIX. — Reconstruction graphique d'épaisseur des zones hypocœlomiques du feuillet entodermique au stade II. Embryon de Canard de 11 paires de protovertèbres, même grossissement et même unité de mesure que précédemment. Remarquer la correspondance entre la segmentation de ces zones hypocœlomiques et celle du mésoderme. Les 4 paires d'épaississements segmentaires les plus postérieures (*pd* I, II, III et IV), contribueront à édifier l'ébauche pancréatique dorsale.

PLANCHE XX. — Reconstruction graphique d'épaisseur de la région hépato-pancréatique du feuillet intestinal au stade III. Embryon de Canard de 21 à 22 paires de protovertèbres. Grossissement et mesures comme précédemment. Ce graphique diffère surtout des précédents par la fusion, plus considérable que sur la planche XVIII, des zones hypocœlomiques *Zc*. La zone médiane dorsale et caudale de l'anneau hépato-pancréatique s'est également fort accrue en longueur. Quatre tubercules hypocordaux (*Hypd* I, II, III et IV) s'y sont développés. La 4ᵉ paire (*pd* IV) des segments hypocœlomiques du pancréas dorsal n'est pas visible chez cet embryon en tant que tubercule isolé. Les lignes pointillées *cœ* indiquent l'interstice entre la paroi cœlomique et celle des veines omphalo-mésentériques correspondantes. Les lignes semblables marquées *ch*, et *ao*, indiquent les régions du feuillet digestif en contact avec la corde dorsale et la paroi des aortes.

PLANCHE XXI. — Reconstruction graphique d'épaisseur de la région hépato-pancréatique du feuillet intestinal au stade IV. Embryon de Canard de 28 à 29 paires de protovertèbres. Grossissement et mesures comme précédemment. Réduction ultérieure de 1/5. Remarquer l'individualisation commençante de l'ébauche pancréatique dorsale (*pd* et *hypd*), et les deux parties principales (*pv*) et accessoire (*pv'*) des futures ébauches pancréatiques ventrales. — L'épaississement de la zone vitelline gauche (*h*) est décomposé en un certain nombre de tubercules hépatiques *th*. Les lignes pointillées *cœ*, *cœ'* indiquent la région au niveau de laquelle l'entoderme est au contact de la paroi cœlomique; les lignes *Ao*, *Ao* le rapport du feuillet intestinal avec la paroi des aortes.

Planche XXII. — Reconstruction graphique d'épaisseur de la région hépato-pancréatique du feuillet intestinal au stade V. Embryon de Canard de 32 paires de protovertèbres. Grossissement et mesures comme précédemment. Dans ce graphique les ébauches pancréatiques ventrales gauche et pancréatique dorsale ont pris une unité plus évidente. — Les portions principales *pv* et les portions accessoires *pv'* des ébauches pancréatiques ventrales se sont rapprochées et accolées. La base des diverticules hépatiques primitifs se prolonge sur la reconstruction par les épaississements marqués en h_1 et h_2. Les différents segments hypocœlomiques *pd* I, II, III et IV et hypocordaux *Hypd* I, II, III et IV du pancréas dorsal sont encore assez visibles. Les lignes pointillées *cœ* indiquent la zone du feuillet intestinal en contact avec la paroi cœlomique. En *Vomd* on voit la projection de la portion la plus postérieure de la veine omphalo-mésentérique. Les épaississements *x* et *x'* serviront à édifier la paroi glandulaire intestinale.

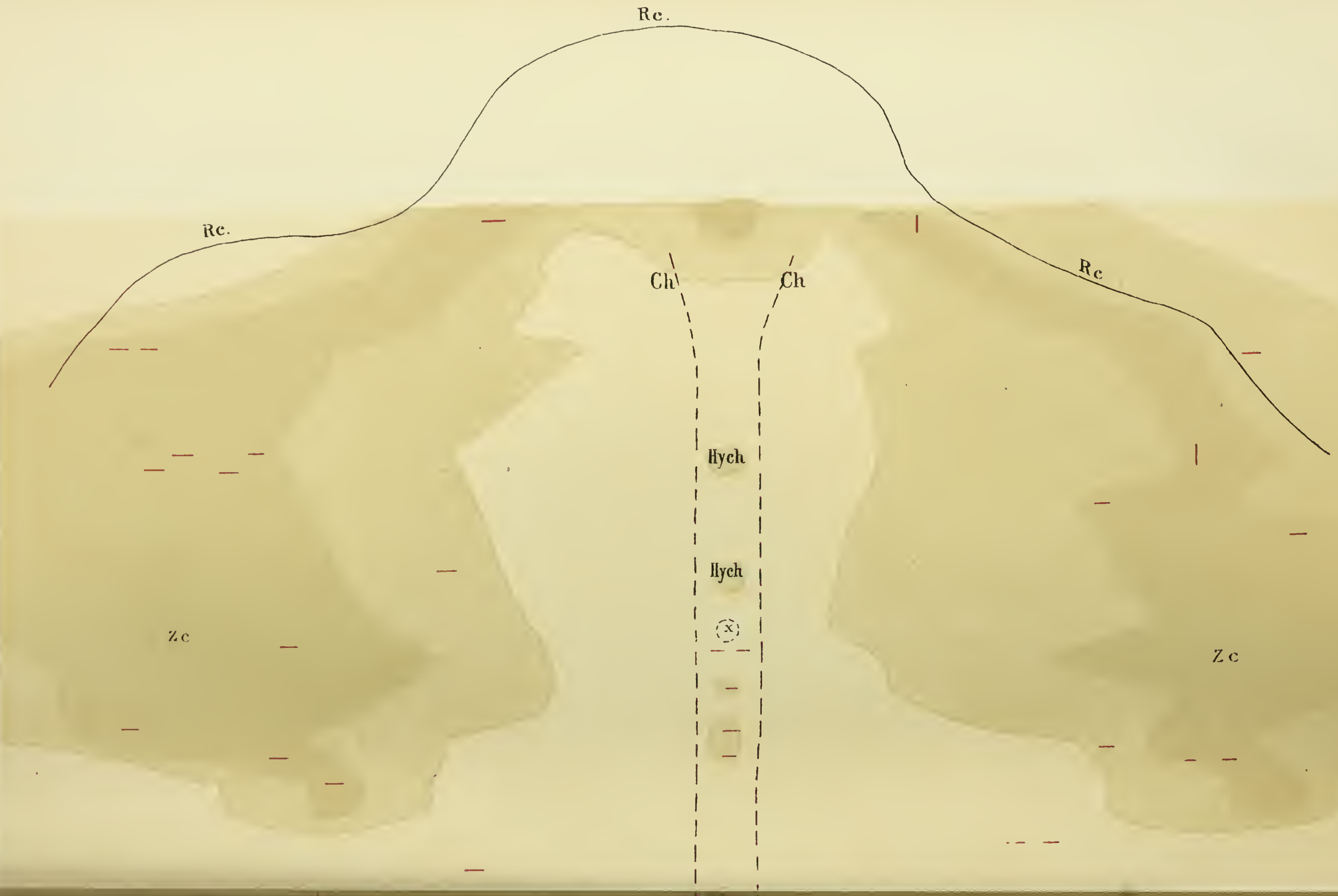
Planche XXIII.

Fig. 1. — Reconstruction graphique d'épaisseur du feuillet intestinal d'un embryon d'*Anguis* de 4 paires de protovertèbres. Grossissement de 133 diamètres. Le millimètre a servi d'unité de mesure. La reconstruction s'arrête en avant à l'union de l'intestin céphalique *Ic*, avec la gouttière digestive, en arrière un peu en avant du canal neurentérique. *Rc*, repli céphalique. Des zones hypocœlomiques *Zc*, qui fourniront le pancréas dorsal dans la région marquée *pd* I, II, III et IV, se différencient les épaississements pancréatiques ventraux. *H*, régions hépatiques proéminant de chaque côté en trois tubercules hépatiques *th*.

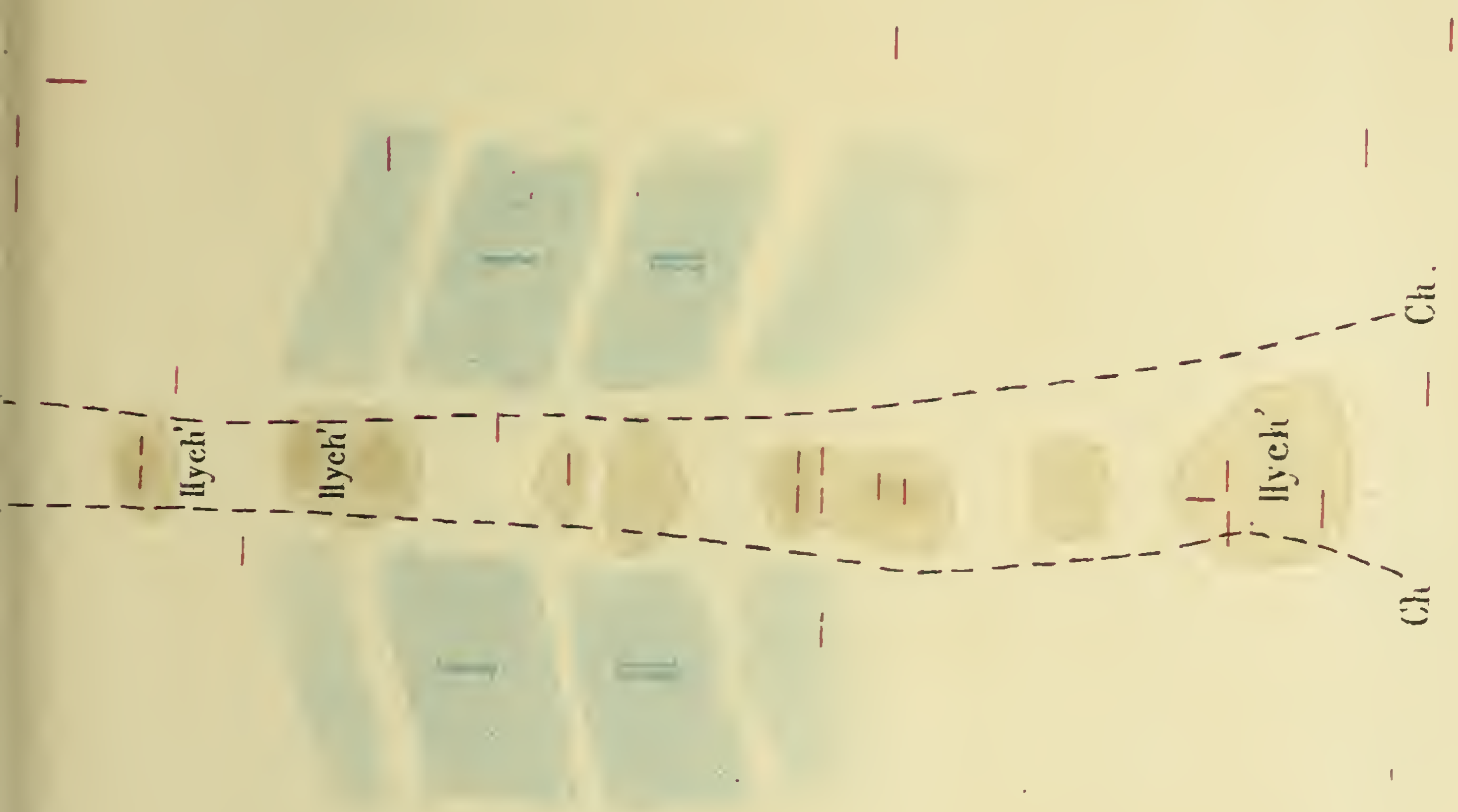
Fig. 2. — Reconstruction graphique d'épaisseur du feuillet digestif dans la région antérieure de l'intestin moyen d'un embryon d'*Anguis* possédant 10 paires de protovertèbres. Même grossissement et même unité de mesure que précédemment. Ce graphique diffère essentiellement du précédent par le développement de tubercules hypocordaux *Hych* et *Hypd*. — Les premiers des tubercules hépatiques *th* se sont fusionnés sur la ligne médiane au niveau de la lèvre antérieure de l'ombilic intestinal et ne sont pas reconstruits.

Fig. 3. — Reconstruction graphique d'épaisseur du feuillet intestinal dans la région hépato-pancréatique d'un embryon d'*Anguis fragilis* possédant 28 paires de somites, même échelle que précédemment. Les deux premiers tubercules hépatiques ont été englobés dans les parois de la gouttière hépatique. Les troisièmes sont seuls visibles *th* III, sur la reconstruction. Ils sont intimement fusionnés aux zones pancréatiques ventrales *pv*, qui les raccordent au futur pancréas dorsal *pd* I, II, III et IV, et *hypd* I, II, III et IV. En *x* et *x'* sont de petits tubercules de l'entoderme intestinal.

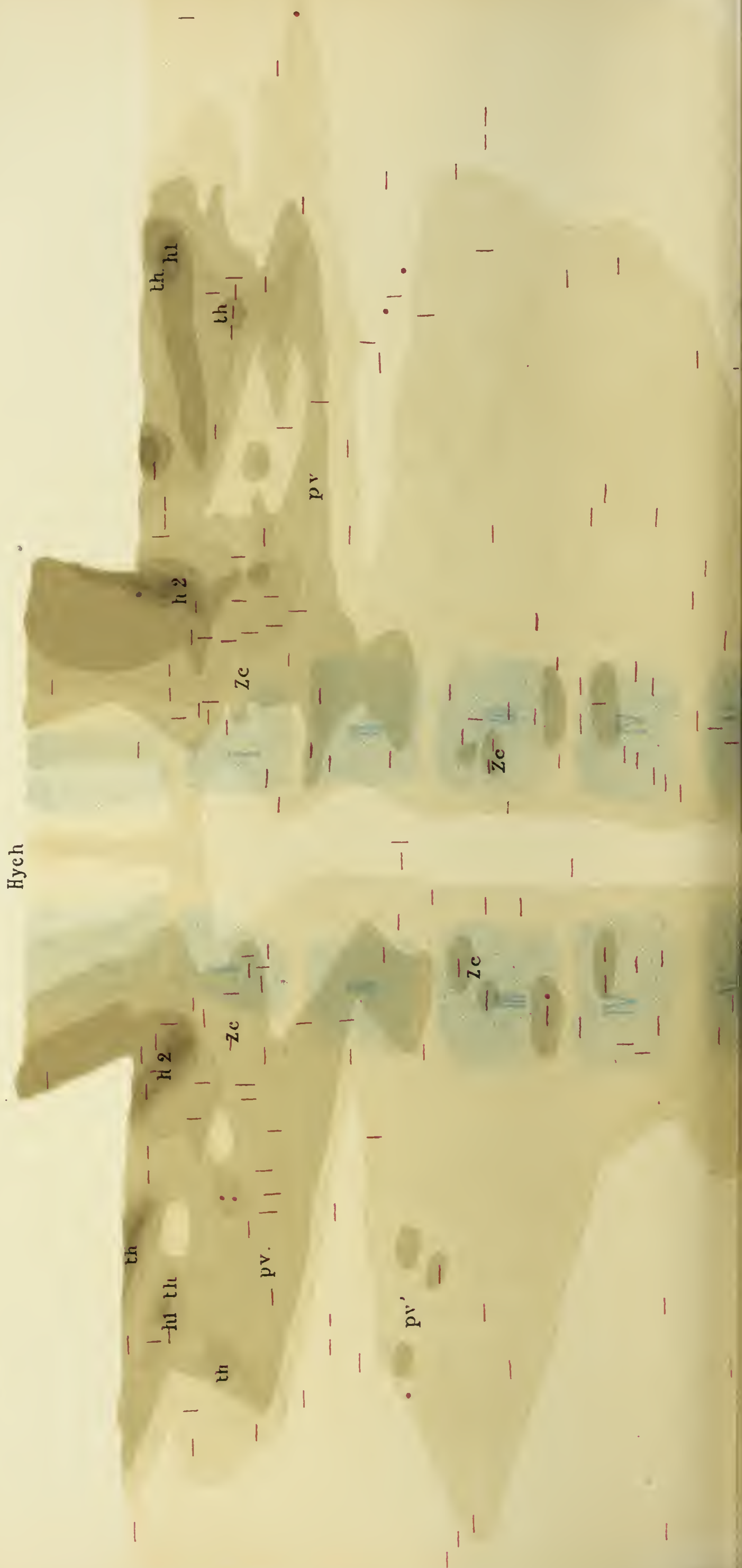
Fig. 4. — Reconstruction graphique d'épaisseur du feuillet entodermique dans la région intestinale moyenne d'un embryon de Minioptère possédant 1 paire de protovertèbres. Grossissement 100 diamètres; unité de



A. WEBER, DEL.

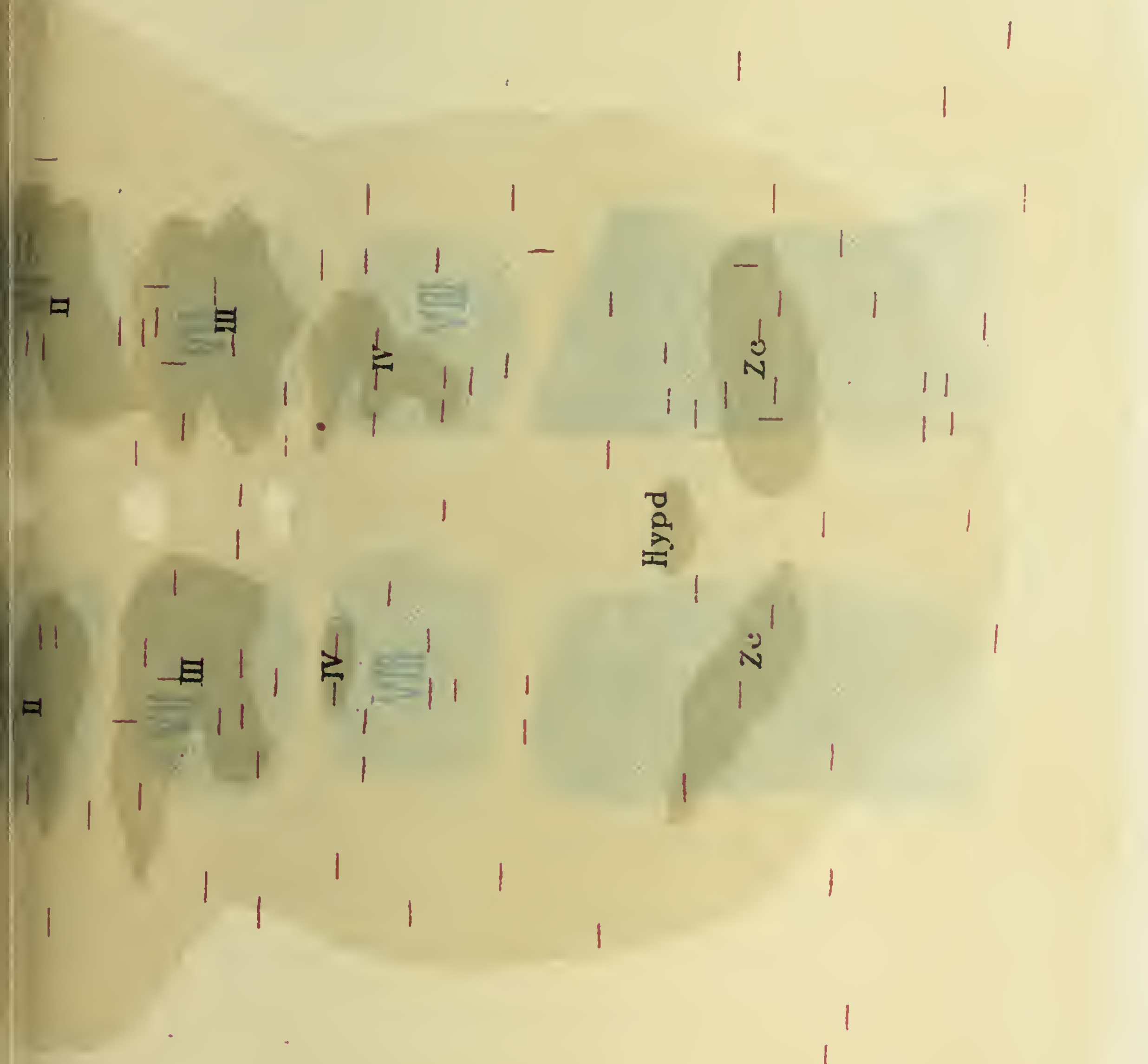


BECKER, LITH.



A. WEBER, DEL.

MASSO

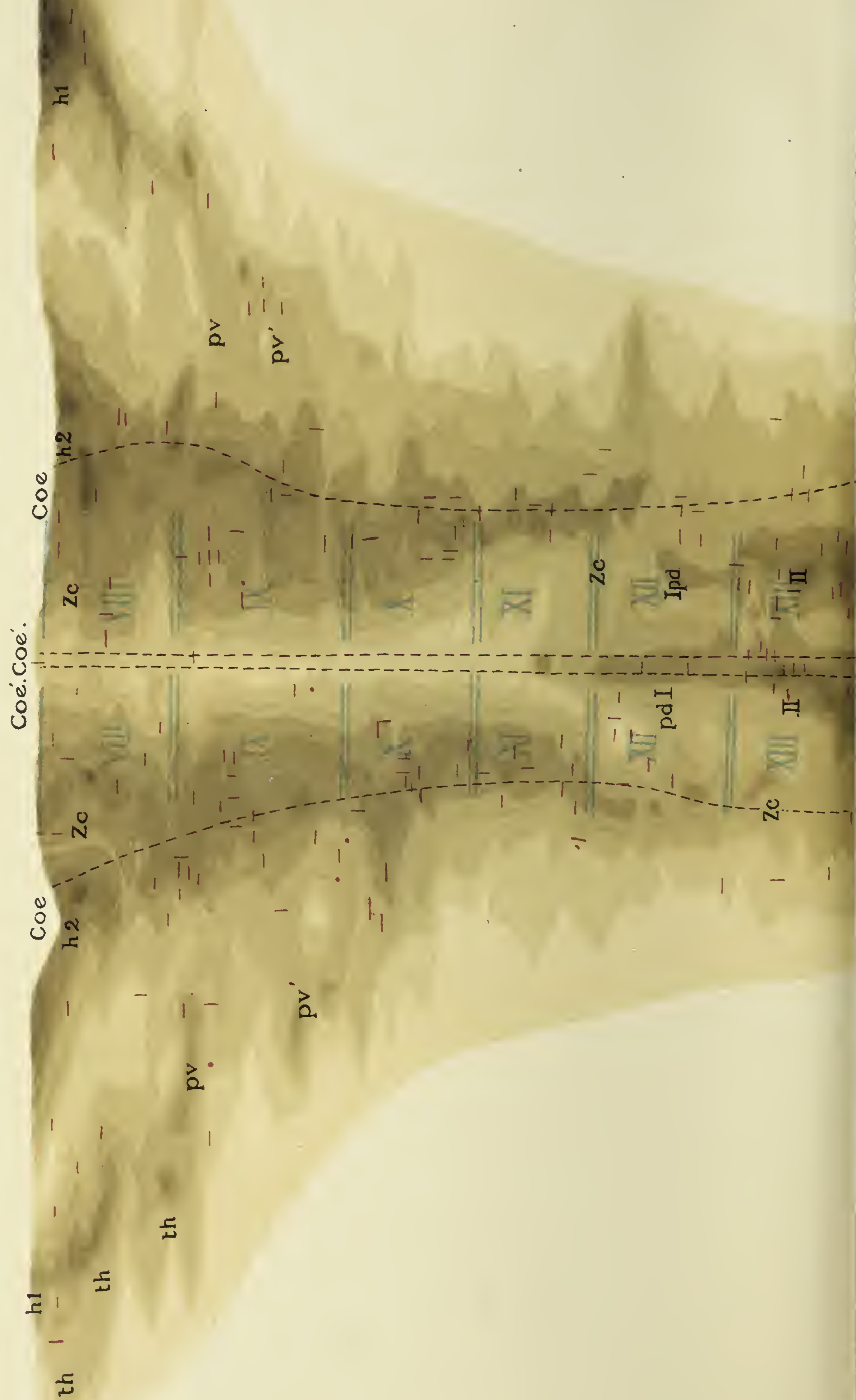

II
III
IV
VIII
Zc
Hypd
II
III
IV
VIII
Zc



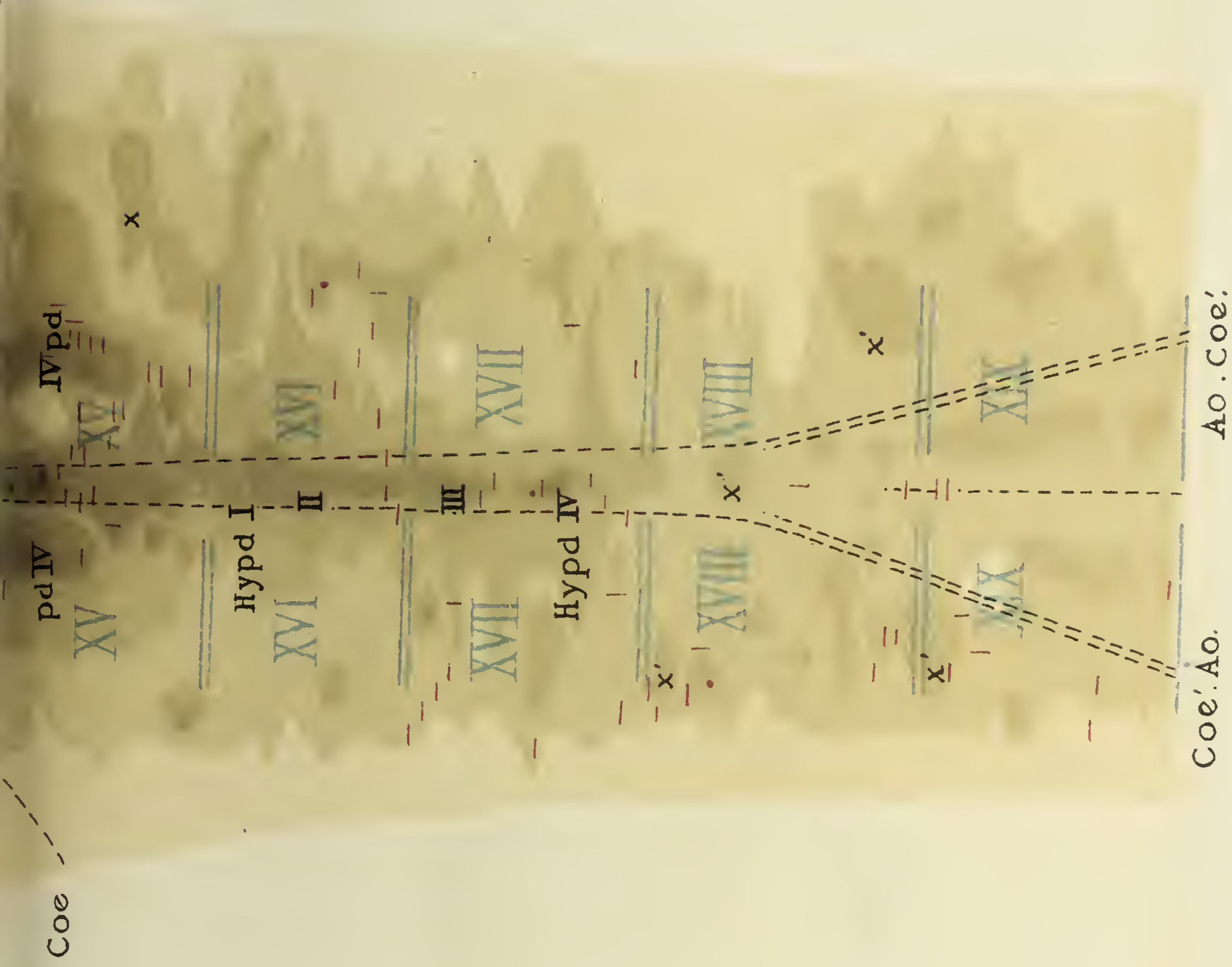
A. WEBER, DEL.
MASSON & Cie, ÉDITEURS
BECKER, LITH.

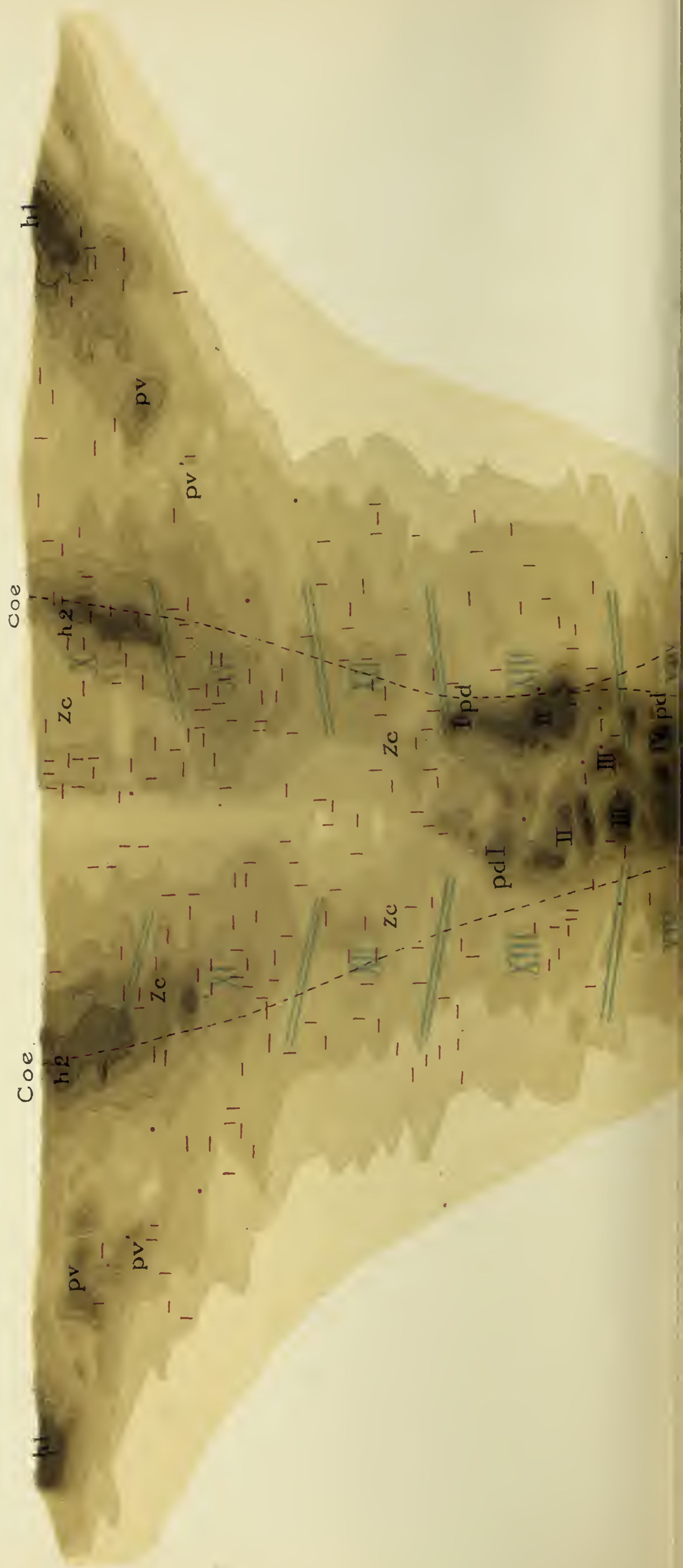


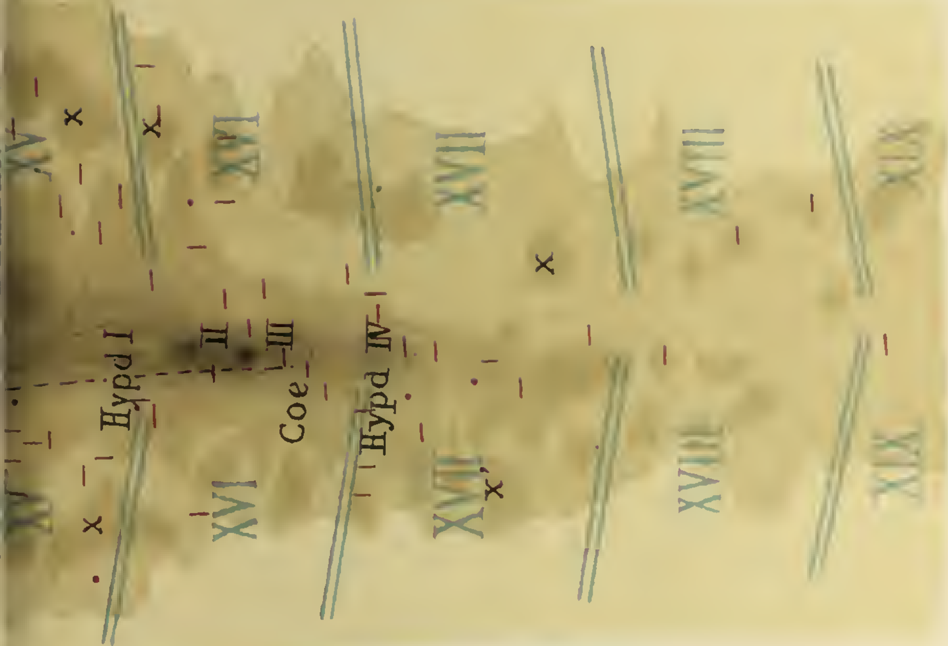
MASSON & Cie, EDITEURS



A. WEBER, DEL.

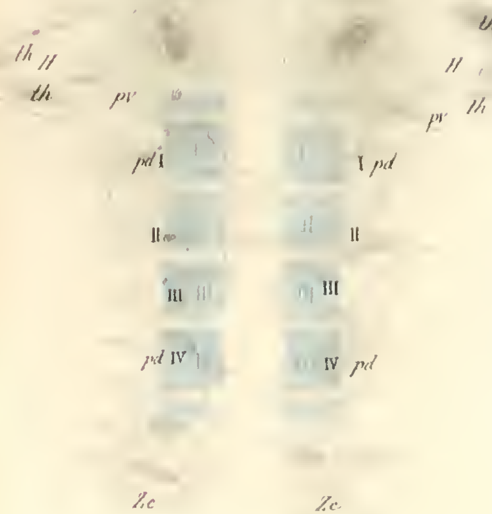

Coe
pd IV
IV pd
XV
XVI
XVII
XVIII
XIX
Hypd I
II
III
Hypd IV
x
x'
Ao. Coe'
Coe'. Ao.

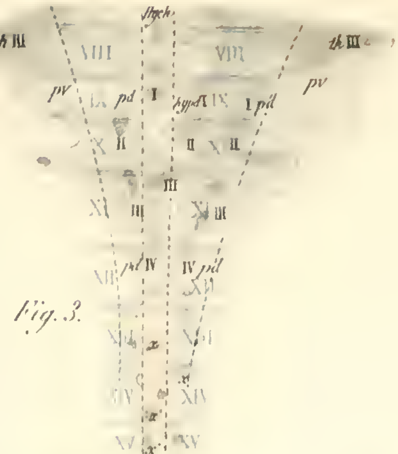

h1
pv
pv'
Coe
h2
Zc
pd
pd I
h2
Coe
Zc
pv'
pv
h1

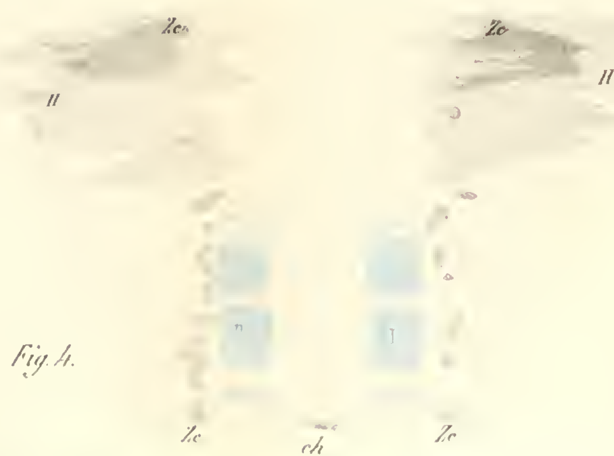


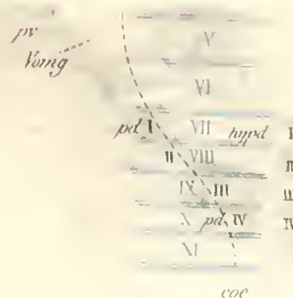
BECKER, LITH.

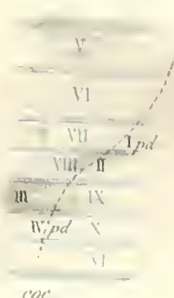

Fig. 1.

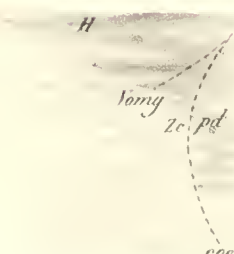



Fig. 3.


Fig. 4.




Fig. 6.


Fig. 5.

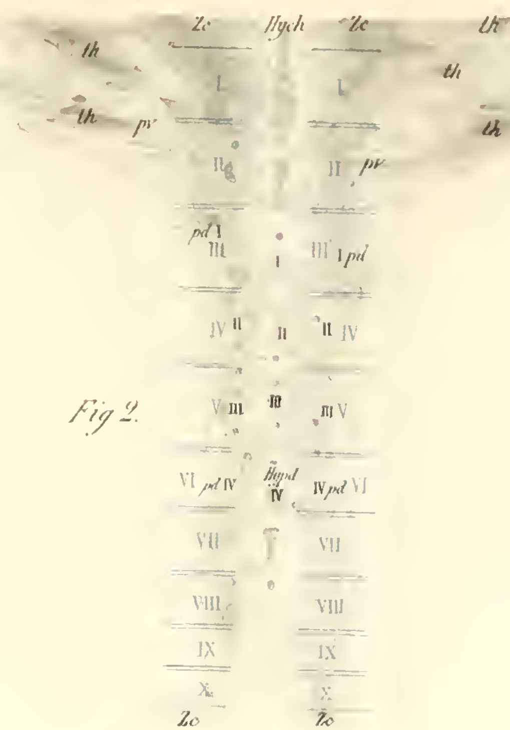

Fig. 2.


Fig. 7.

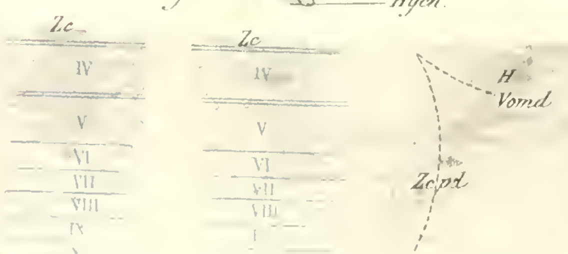
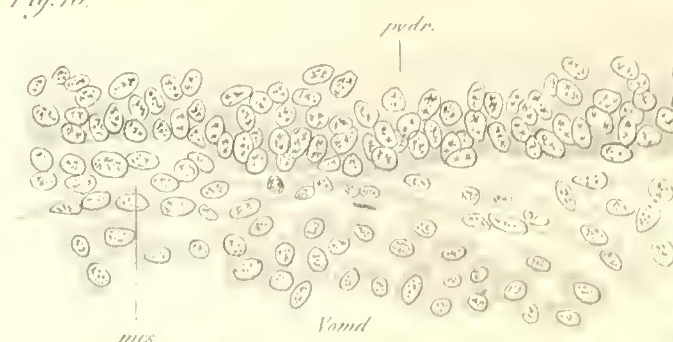



Fig. 8.


Fig. 9.


Fig. 10.



Weber, del.

Masson et Cie, éditeurs.

Imp. L. Lafontaine Paris

lith.

Ic
h1
Omb
h2
pv
Zc
pd
x
hypd
x'
I
II
III
IV

Fig 1



Fig. 2

A. Buvignier, phot.

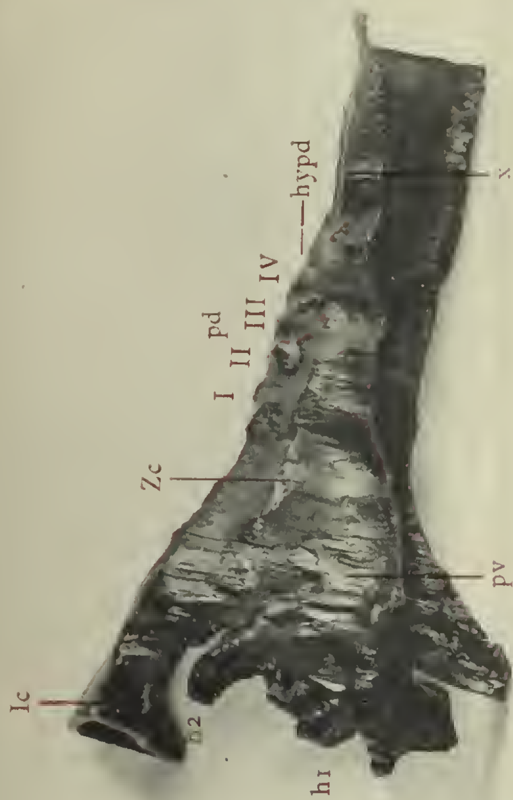


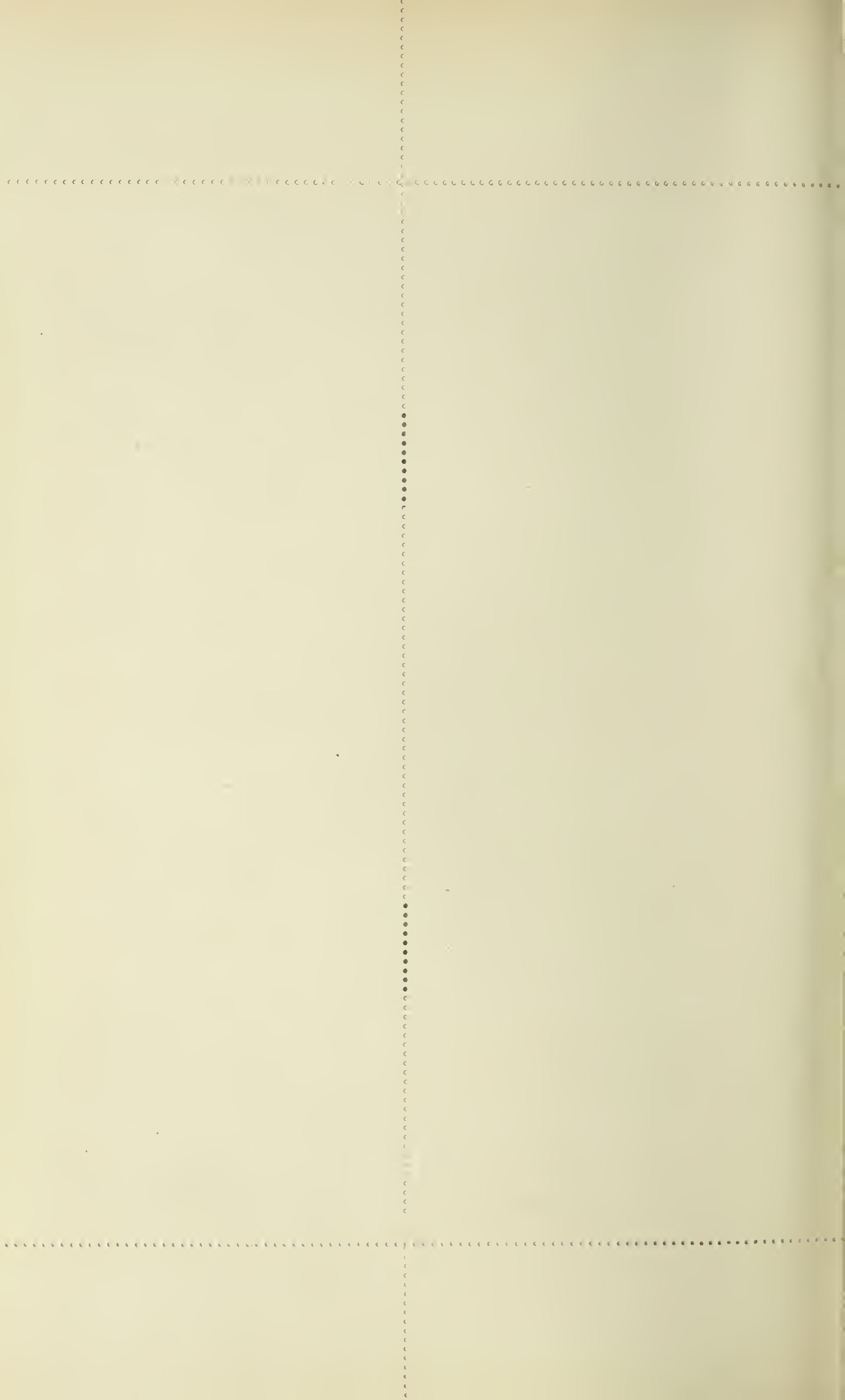
Fig. 3



Fig. 4

eurs

Phototypie A. Bergeret et Cie, Nancy



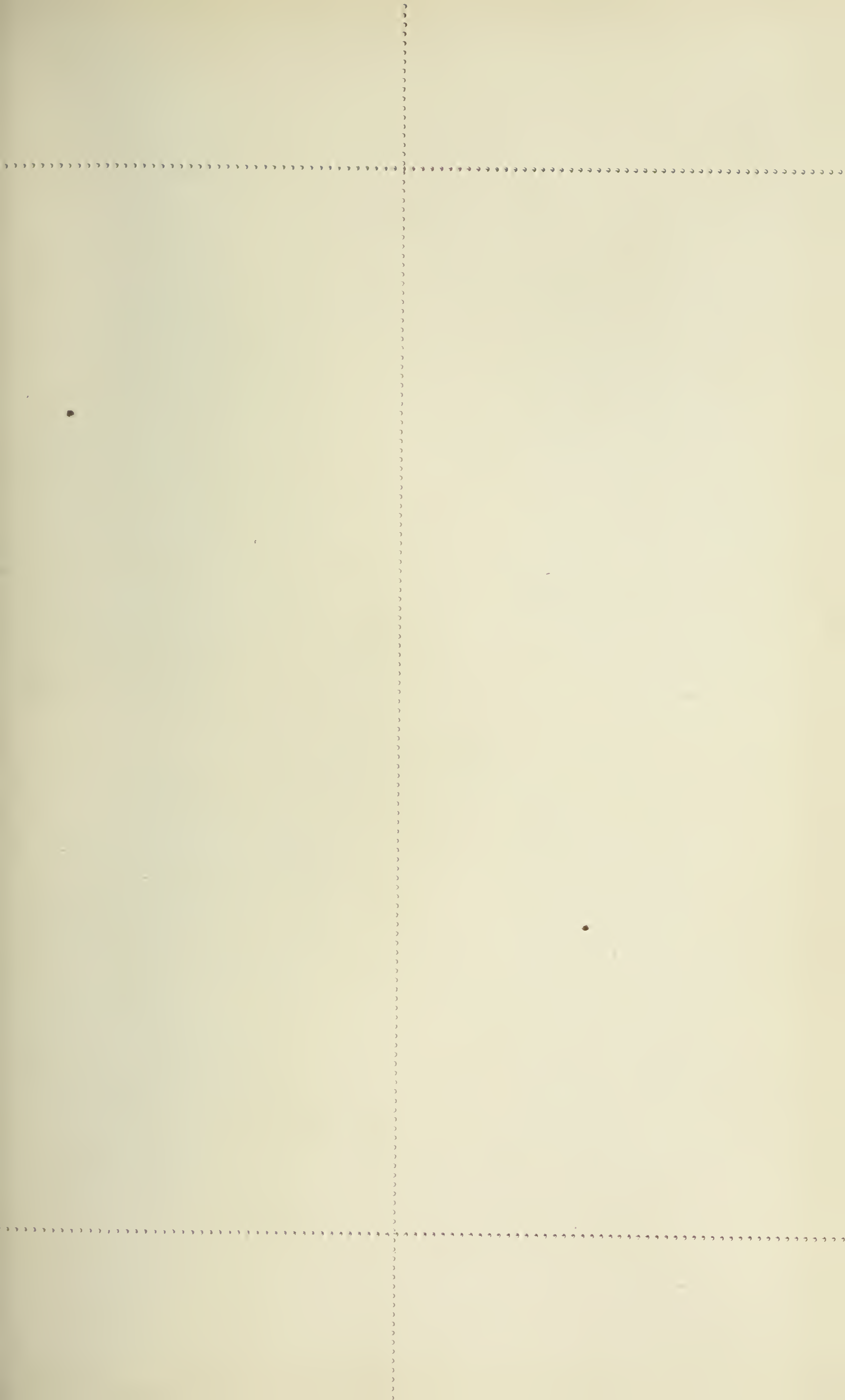




Figure 5.

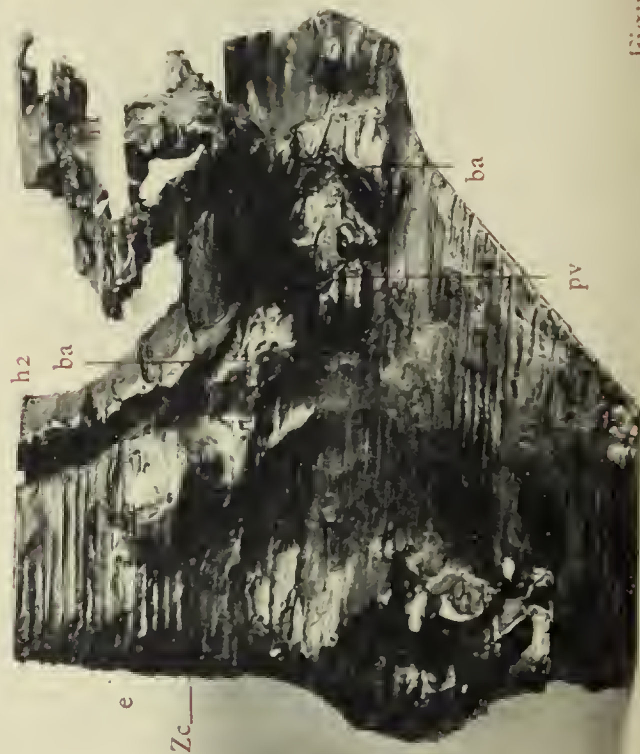


Figure 6.

A. Buvignier, phot.





Figure 7.

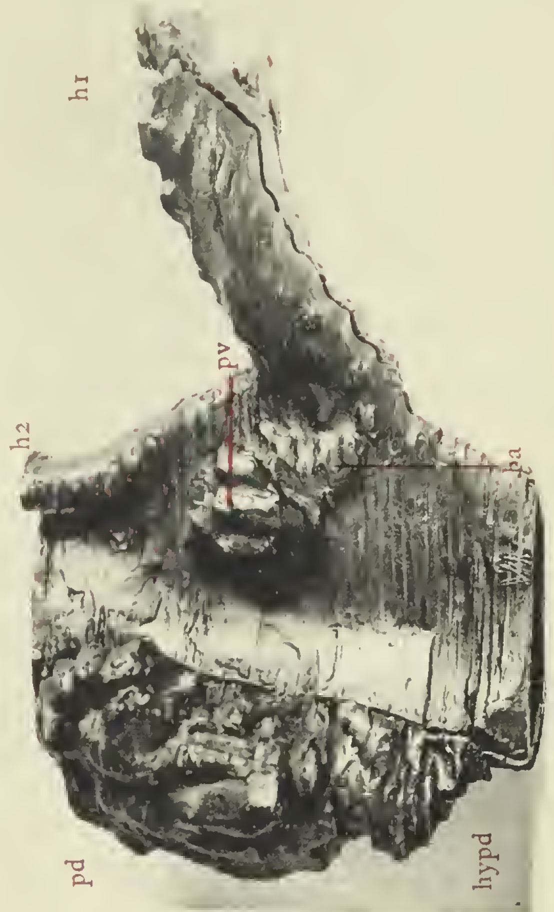




Figure 8.

Phototypie A. Bergeret et Cie, Nancy

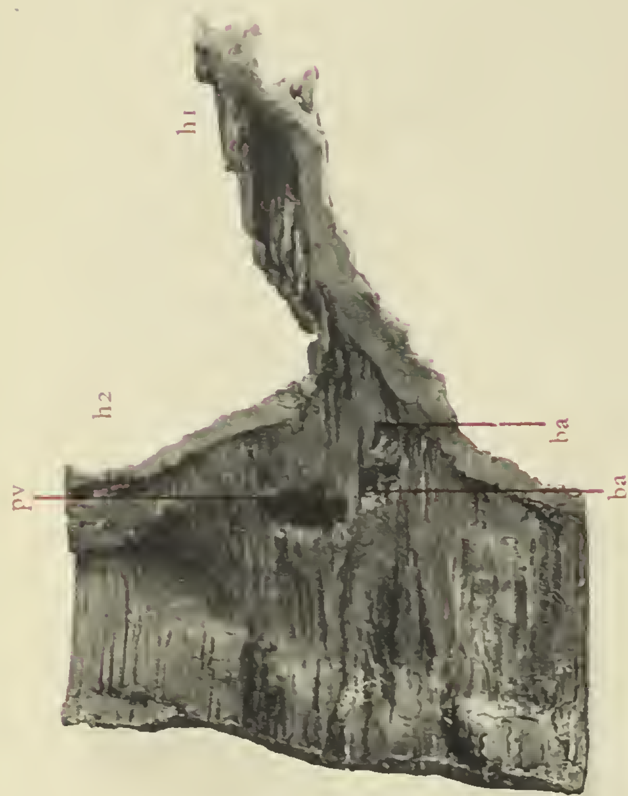




Fig. 9





Fig. 10

A. Buvignier, phot.

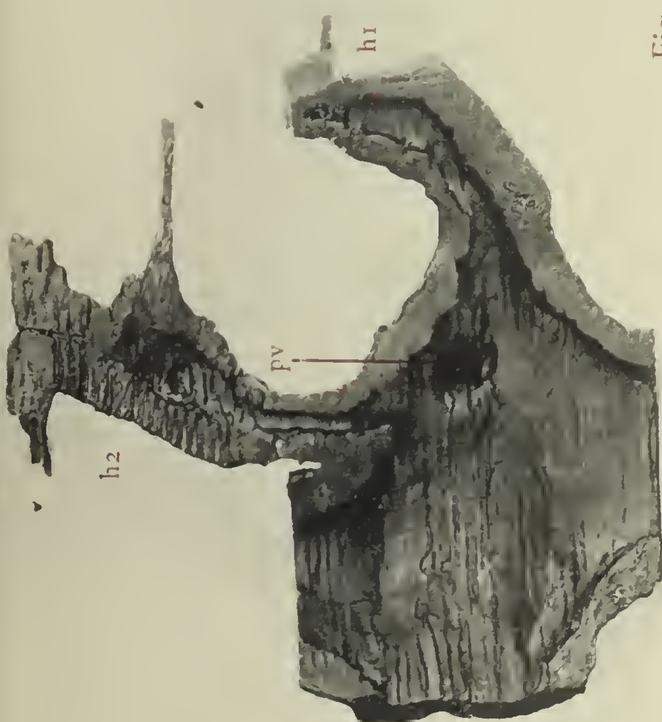


Fig. 11





Fig. 12



Phototypie A. Bergeret et Cie, Nancy

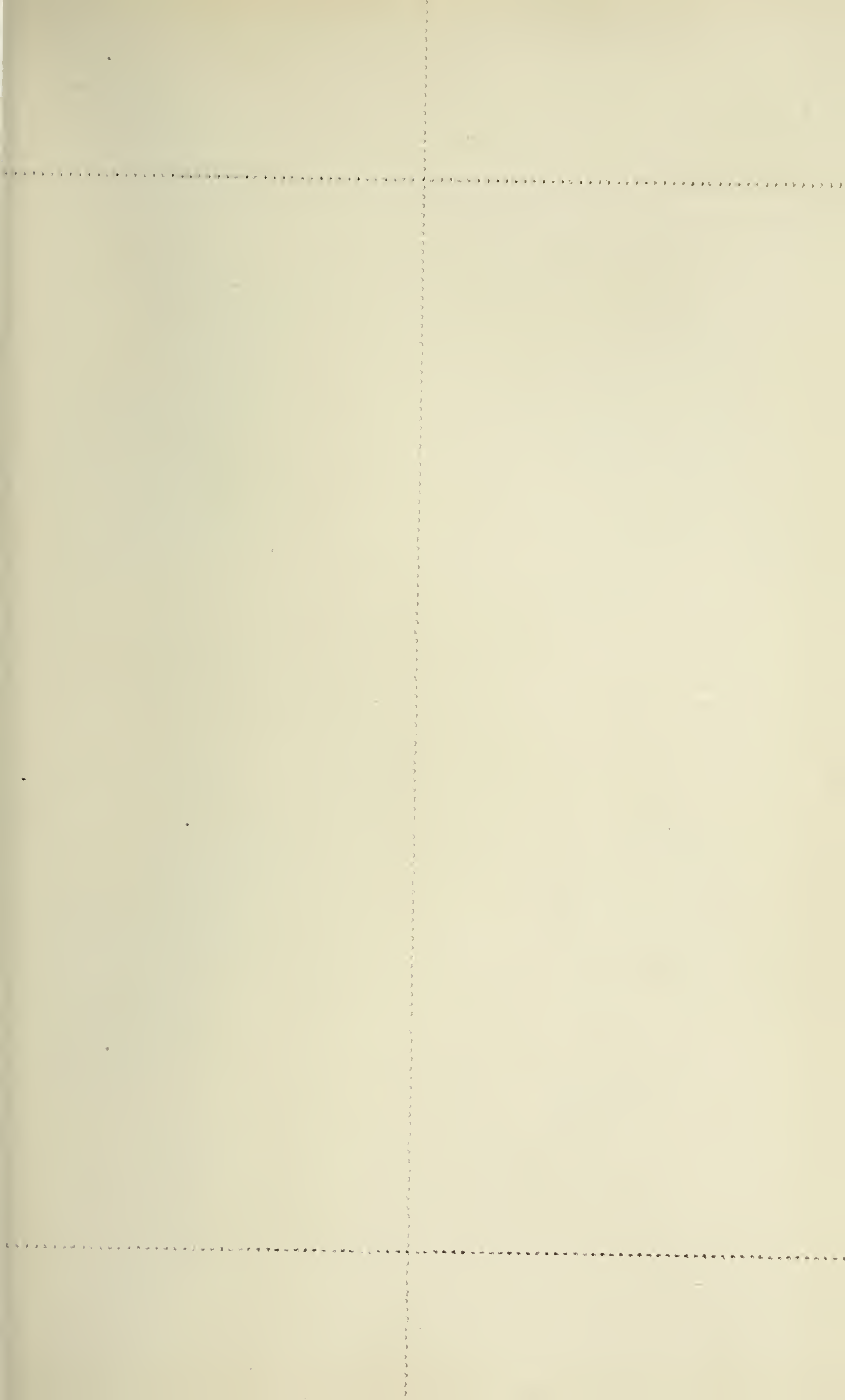




Figure 13



Figure 14.





A. Buvignier, phot.

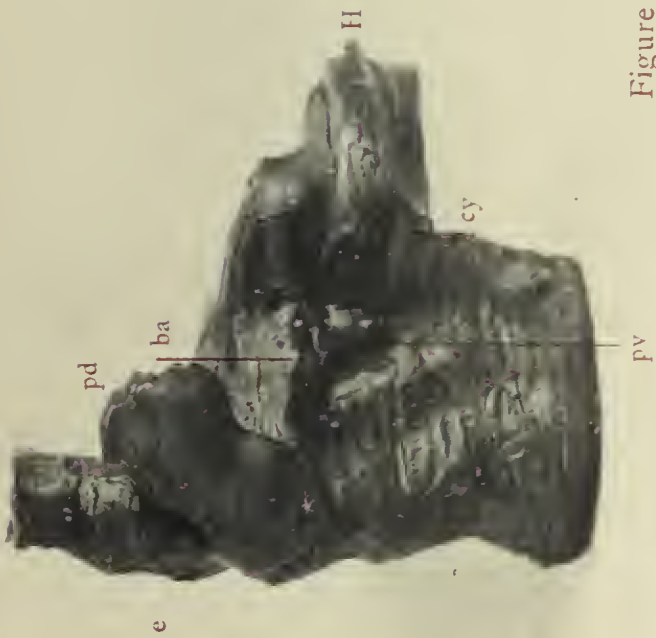


Figure 15.

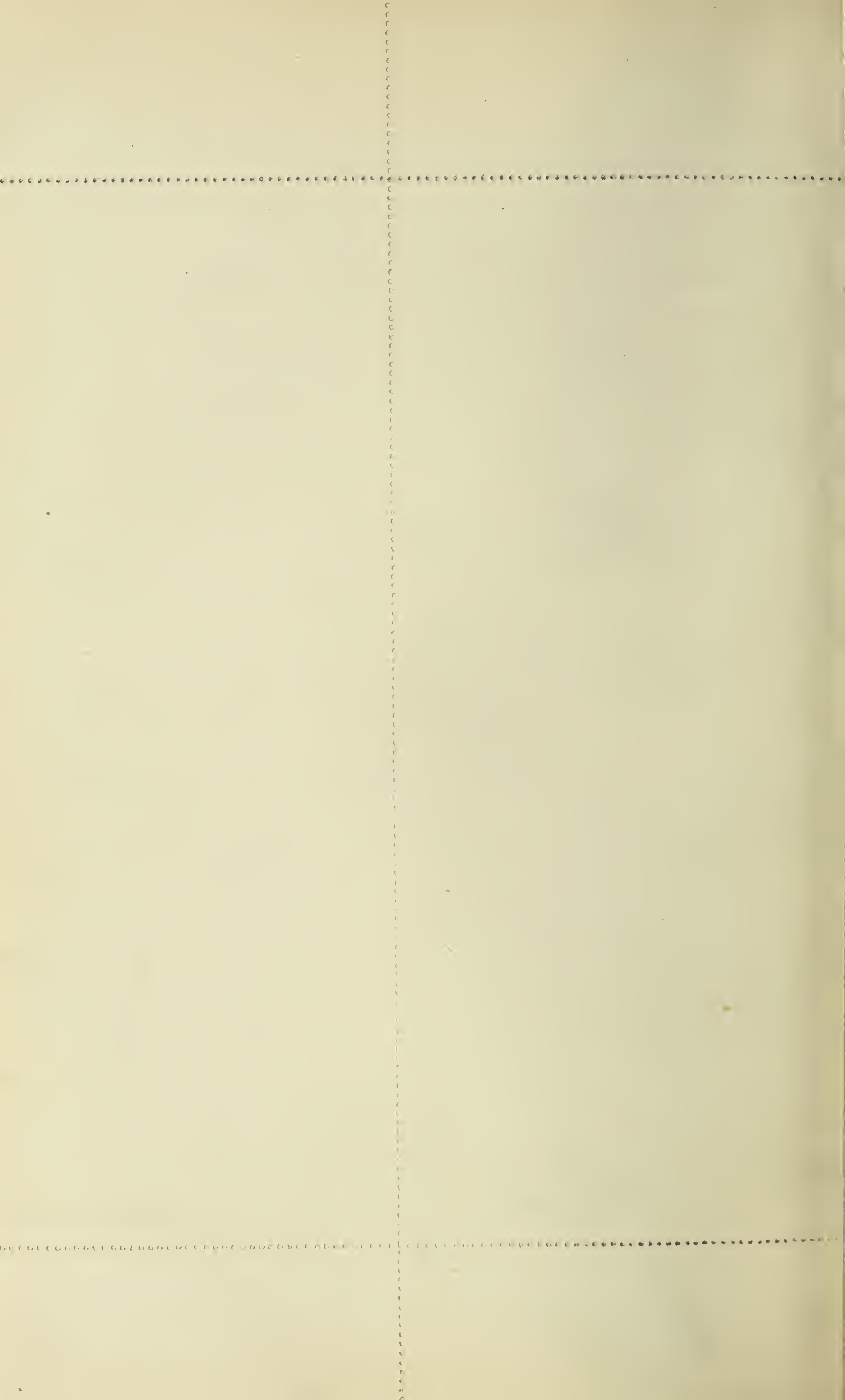






Figure 16.

Phototypie A. Bergeret et Cie, Nancy.



mesure, le millimètre. La reconstruction s'arrête en avant à l'*aditus anterior*, en arrière à la partie la plus antérieure de l'ébauche cordale *ch.* Les épaississements longitudinaux et bilatéraux *Zc* s'étalent en avant dans le sens transversal.

Fig. 5. — Reconstruction graphique d'épaisseur du feuillet entodermique dans la région hépato-pancréatique chez un embryon de Minioptère de 18 à 19 paires de protovertèbres. Grossissement 133 diamètres; le millimètre pris comme unité de mesure. — Le feuillet intestinal, dans l'intervalle compris entre les lignes *cœ*, est en contact direct avec la paroi du cœlome. *Vomg*, *Vomd* résultent de la projection des contours des veines omphalo-mésentériques gauche et droite. Les épaississements longitudinaux sont hypocœlomiques *Zc* dans une certaine portion et présentent à ce niveau la première trace des ébauches pancréatiques *pd*. En *H*, ces zones longitudinales appartiennent à une région vitelline et se perdent en avant dans le diverticule hépatique.

Fig. 6. — Reconstruction graphique de la région hépato-pancréatique du feuillet intestinal chez un embryon de Minioptère, possédant 22 paires de somites. Même échelle que précédemment. — L'anneau hépato-pancréatique est formé chez cet embryon, par les épaississements hépatiques *H*, qui sont unis entre eux dans les parois du diverticule hépatique, par les zones pancréatiques ventrales *pv* et les différents épaississements hypocœlomiques *pd* I à IV, et hypocordaux *hypd* I à IV du pancréas dorsal. — Les lignes pointillées *cœ*, *Vomd* et *Vomg* indiquent les régions du feuillet intestinal en rapport avec la paroi du cœlome et les veines omphalo-mésentériques.

Fig. 7. — Coupe transversale d'un embryon de Canard de 4 paires de somites, stade I, passant par un des épaississements hypocordaux entodermiques *Hych* de la région antérieure de la reconstruction de la planche I (Reichert, ocul. 2, obj. 8, chambre claire). Coloration, carmin alcoolique.

Fig. 8. — Coupe transversale du même embryon passant par la région postérieure du feuillet intestinal. L'entoderme présente encore sur la ligne médiane un épaississement hypocordal *Hych'*, mais ses caractères sont différents de celui de la figure précédente (même grossissement que pour la figure 7). Même coloration.

Fig. 9. — Coupe transversale de l'ébauche pancréatique ventrale d'un embryon de Canard de quatre-vingt-dix heures d'incubation (Reichert, ocul. 4, obj. 8, chambre claire, même coloration). Cette ébauche est du type B. Elle est constituée par trois diverticules isolés 1, 2 et 3, creusés dans un épaississement unique, dont dépend aussi un bourgeon accessoire *ba*.

Fig. 10. — Coupe transversale des zones pancréatiques ventrales droite et gauche *pvdr* et *pvg* d'un embryon de Canard de 32 à 34 paires de somites, stade V. (Même grossissement, même coloration que pour le précédent.) Du côté droit, l'épaississement pancréatique ventral n'a pas encore subi de modifications bien caractéristiques du côté gauche,

l'arrangement de ses noyaux indique la place qu'occuperont les diverticules de l'ébauche du type B, 1, 2 et 3, et les bourgeons accessoires *ba*. Les deux zones pancréatiques ventrales sont séparées sur la coupe figurée par la lumière de la gouttière intestinale *Gi*.

PLANCHE XXIV.

FIG. 1. — Reconstruction plastique de la gouttière digestive dans la région hépato-pancréatique. Embryon de Canard de 28 à 29 paires de protovertèbres, stade IV. Grossissement 200 diamètres. Réduction photographique des 3/4. Vue dorsale, côté cranial en haut; — *omb*, lèvre antérieure de l'ombilic intestinal.

FIG. 2. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique intestinale, chez un embryon de 30 paires de protovertèbres, stade IV. Même grossissement que précédemment. Réduction photographique des 3/4. Vue latérale droite.

FIG. 3. — Même modèle. Vue latérale gauche; pour les indications des lettres x, se reporter au texte.

FIG. 4. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique intestinale chez un embryon de Canard de 32 paires de protovertèbres : stade V. Même grossissement que précédemment, même réduction photographique. Vue latérale droite. — Les diverticules hépatiques primitifs h_1 et h_2 sont sectionnés à peu de distance de leur base; *Cy*, première trace de l'ébauche cystique biliaire; — x, plis de soudure de la gouttière digestive.

PLANCHE XXV.

FIG. 5. — Même modèle, vue latérale droite. — x, comme précédemment.

FIG. 6. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique de l'intestin chez un embryon de Canard de soixante-dix-huit heures d'incubation. Même grossissement que précédemment. Réduction photographique des 2/3. Vue latérale droite.

FIG. 7. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique de l'intestin chez un embryon de Canard de quatre-vingt-une heures d'incubation. Même grossissement que précédemment. Réduction photographique des 2/5. Vue latérale droite.

FIG. 8. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique de l'intestin, chez un embryon de Canard de quatre-vingt-six heures d'incubation. Même grossissement que précédemment. Même réduction photographique. Vue latérale droite.

PLANCHE XXVI.

FIG. 9. — Côté gauche de la même reconstruction examiné par l'intérieur. — L'ébauche pancréatique ventrale *pv* est du type A. En *ba*, diverticules pancréatiques ventraux accessoires.

Fig. 10. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique intestinale d'un embryon de Canard de quatre-vingt-dix heures d'incubation. Grossissement 200 diamètres. Réduction photographique 1/2. Vue latérale droite.

Fig. 11. — Côté gauche de la même reconstruction examiné par l'intérieur. — L'ébauche pancréatique ventrale *pv*, est du type A; les diverticules pancréatiques accessoires ont disparu.

Fig. 12. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique intestinale d'un embryon de Canard de quatre-vingt-dix-huit heures d'incubation. Même grossissement que précédemment. Réduction photographique 2/5. Vue latérale droite.

Planche XXVII.

Fig. 13. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique intestinale d'un embryon d'*Anguis fragilis* de 28 protovertèbres. Grossissement 133 diamètres. Réduction photographique 1/6.

Fig. 14. — Reconstruction plastique montrant l'individualisation de l'ébauche pancréatique dorsale chez un embryon d'*Anguis*, longueur totale $6^{mm},5$; distance vertex, bourgeon frontal, $1^{mm},4$. Grossissement 133 diamètres. Même réduction photographique que précédemment. *H*, ébauche hépatique.

Fig. 15. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique d'un embryon d'*Anguis*, longueur totale $8^{mm},5$; distance vertex, bourgeon frontal, $1^{mm},8$. — Même grossissement que précédemment. Pas de réduction.

Fig. 16. — Reconstruction plastique de la région hépato-pancréatique d'un embryon de Minioptère de 22 paires de protovertèbres. Grossissement 133 diamètres. Réduction photographique 1/3.

Le gérant : **P. Bouchez.**

TABLE DES AUTEURS

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.


UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 116717262